R 260 c 3
(2e ex)

ISBN 2-85653-016-8

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre

TOME XXXIV

Bernard SIGÉ

INSECTIVORES PRIMITIFS DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR ET OLIGOCÈNE INFÉRIEUR D'EUROPE OCCIDENTALE. NYCTITHÉRIIDÉS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1976

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la terre, Tome XXXIV

INSECTIVORES PRIMITIFS DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR ET OLIGOCÈNE INFÉRIEUR D'EUROPE OCCIDENTALE. NYCTITHÉRIIDÉS

par

Bernard SIGÉ

SOMMAIRE

Pages

Introduction 3

Cadre stratigraphique 5
Avertissement (nomenclature, abréviations, mensurations) 8
Remerciements 9

Systématique.

Nyctithériinés 11

Saturninia 11

S. gracilis STEHLIN, 1940 12
S. mamertensis n. sp. 25
S. grisollensis n. sp. 30
S. tobieni n. sp. 36
S. hartenbergeri n. sp. 38
S. beata (CROCHET, 1974) 44
S. grandis n. sp. 55
S. intermedia n. sp. 60
S. sp. 62
S. indet. 63

Position familiale et sous-ordinale de *Saturninia* 68
Nyctithériinés de l'Eocène supérieur d'Angleterre 77
Extension chronologique du genre *Saturninia* 78

Amphidozothériinés n. subfam. 79

Amphidozotherium 79

A. cayluxi FILHOL, 1877 80
Discussion : affinités ; allochtonie 85

Amphidozothériiné indet. 1 88
Amphidozothériiné indet. 2 92
Paradoxonycteris soricodon REVILLIOD, 1922 93

MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Nyctithériidé ? indet. 94
Lipotyphla indet. 94

Conclusions.

Liste faunique 97
Lignées évolutives 97
Tendances évolutives 100
Position systématique, diversité et structure du groupe 101
Rapports des nyctithériidés et des soricomorphes 102
La variabilité dans la morphologie dentaire des érinacéomorphes 103
Diversité des nyctithères dans les gisements 105

Bibliographie 106

Annexe : catalogue et mensurations 109

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Parmi les questions obscures de la paléontologie des vertébrés peut figurer en bon rang l'ensemble du problème posé par l'évolution et la classification phylogénique des placentaires insectivores.

Ce groupe a en effet joué, dans la classification des mammifères, le rôle ingrat mais indispensable de fourre-tout, auquel s'est trouvée attribuée une très grande variété de formes actuelles et fossiles.

Les caractères communs des insectivores ne sont en définitive que la conservation plus ou moins nette de caractères primitifs, notamment de l'appareil masticateur et du squelette, les faibles dimensions, et le mode de vie, généralement adapté à l'activité nocturne et à la prédation de petits animaux.

Le problème de la classification a été rendu plus complexe par l'intégration au groupe de nombreuses formes originales, exclusivement fossiles, et assez mal documentées pour que leurs affinités précises restent indiscernables ou en tout cas discutables. Enfin, avec les représentants les plus anciens, du Mésozoïque supérieur ou du Paléocène, on a affaire à des fossiles qui peuvent être à la fois des insectivores et les ancêtres présumés des autres grands ordres de mammifères.

On doit à Butler (1972) une tentative récente d'éclaircissement, qui tendrait à attribuer le rôle de fourre-tout à un groupe aussi restreint que possible, celui des Proteutheria, et à en séparer à titre d'ordres entiers les ensembles qui représentent manifestement des rameaux naturels et bien différenciés. La classification ainsi proposée constitue une étape importante, mais beaucoup reste encore à faire, notamment dans l'acquisition de meilleures connaissances paléontologiques : tous les problèmes ne sont pas résolus, il s'en faut de beaucoup, au sein de certains ordres non-proteuthériens qui résulteraient de l'éclatement taxonomique des Insectivora.

Des documents provenant de sédiments d'âge éocène moyen et supérieur et oligocène inférieur d'Europe occidentale ont permis un progrès récent pour des groupes d'insectivores auparavant mal connus dans ces niveaux, mais d'un statut familial relativement stable. Il s'agit, pour l'ordre des Proteutheria, des pantolestidés (Jaeger 1971, Cray 1973) et des leptictidés (Sigé 1974, 1975), et pour l'ordre des Apatotheria, de leur unique famille, les apatemyidés (Sigé 1975).

Cependant ces mammifères n'étaient pas les seuls « insectivores » à l'époque considérée. A leurs côtés existaient des animaux généralement plus graciles et apparemment plus abondants que les précédents, bien que leurs restes ne le soient jamais beaucoup dans les gisements. Ces formes sont engagées dans des processus adaptatifs préfigurant ceux qui ont été réalisés par certains insectivores modernes. Mais elles conservent en même temps des caractères archaïques, en particulier dans la formule et la morphologie dentaires.

C'est pourquoi ces fossiles ont pu être rapprochés, par ceux qui les ont étudiés, des musaraignes actuelles, ou des taupes, ou bien encore des érinacéoïdes[1] primitifs, en fonction de l'appréciation portée sur le partage de leurs caractères évolués et primitifs. La liste des genres européens que l'on

1. Le sens respectif des termes érinacéomorphes et soricomorphes, dérivés des noms de taxons sub-ordinaux Erinaceomorpha et Soricomorpha (Saban 1954), ne recouvre pas exactement celui des termes érinacéoïdes et soricoïdes, dérivés des noms de taxons super-familiaux Erinaceoidea et Soricoidea (Fischer von Waldheim 1817) (cf. Van Valen 1967). Les uns ou les autres de ces termes sont utilisés dans le présent travail, par référence à la terminologie de certains auteurs cités. Leur signification est cependant considérée comme grossièrement équivalente, dans l'acception récemment exposée par Butler (1972, p. 261), exception faite des modifications proposées ici concernant le groupe étudié (tuctithéridés).

Source : MNHN, Paris

peut citer, à ce titre, pour l'époque envisagée — précédant la Grande Coupure faunique de Stehlin — n'est pas exagérément longue. Elle concerne fondamentalement *Spalacodon* WOOD, 1847, des Lower Headon Beds, *Amphidozotherium* FILHOL, 1877, des phosphorites du Quercy, et *Saturninia* STEHLIN, 1940, du Ludien de France, de Suisse et d'Allemagne. Divers taxons génériques ont été plus récemment introduits (Cray 1973, Crochet 1974) pour des formes peu éloignées, voire indistinguables de l'un ou l'autre de ces genres, sans que cela vienne modifier sensiblement le problème de leurs affinités familiales.

A la suite de Schlosser, *Amphidozotherium* fut longtemps considéré comme un talpidé ancestral. La plupart des auteurs récents s'accordent à placer ce genre dans la famille hospitalière des Adapisoricidae. Mais cela ne revêt pas une grande signification, car les relations de ce genre avec d'autres adapisoricidés n'ont pas été démontrées, sur la base du faible matériel connu jusqu'à présent pour *Amphidozotherium*.

Il n'en va pas exactement de même au sujet de *Saturninia*. Tobien, dans une publication récente (1971), fournit sur ce genre un complément paléontologique appréciable, et dresse l'historique des attributions successives de *Saturninia* à différents taxons familiaux ou super-familiaux. Pour lui, comme pour Van Valen (1967), *Saturninia* appartient à un groupe particulier (Plesiosoricidae) précocement engagé dans une voie soricoïde. Butler (1972) en arrive à un classement sous-ordinal similaire, mais en adoptant l'attribution de *Saturninia* à un groupement familial différent, celui des Nyctitherüdae. Cette dernière détermination familiale, préconisée par Robinson (1968) et suivie par différents auteurs (notamment Cray 1973, Crochet 1974), s'accompagne pour tous ceux-ci de l'attribution des nyctithérüdés à l'ensemble primitif érinacéoïde. Tous les arguments utilisés jusqu'ici, relatifs à la morphologie dentaire ou à l'anatomie crânienne, restent sujets à discussion, et la coexistence actuelle de plusieurs interprétations systématiques reflète assez clairement l'état de la question.

Spalacodon WOOD, 1847, taxon resté longtemps inaperçu des auteurs, représente un rameau voisin de celui des *Saturninia*.

La nécessité d'élargir à tout le domaine holarctique la recherche des affinités de ces insectivores européens ne peut plus être mise en doute depuis la mise en évidence de l'important degré de communauté faunistique euraméricaine de l'Eocène inférieur (Russell 1968). La parenté de certains mammifères, de part et d'autre de l'Atlantique Nord, reste encore assez marquée à l'Eocène supérieur, comme cela semble le cas pour la majorité des insectivores (cf. Sigé 1975). Quels que soient par ailleurs les écarts dans les attributions familiales et sub-familiales successives d'*Amphidozotherium* d'une part et de *Saturninia* d'autre part, tous les auteurs s'accordent explicitement ou implicitement sur l'appartenance des deux genres au vaste groupe des Lipotyphla, que Butler (*op. cit.*) propose d'élever au rang ordinal, et de considérer comme les seuls vrais insectivores.

Un complément appréciable d'information peut-être mis désormais à contribution en ce qui concerne ces animaux. Les nouveaux fossiles étudiés ici appartiennent aux collections constituées grâce aux récents travaux de fouille et de prospection dans différents gisements français, notamment dans le Languedoc. Il s'agit le plus souvent de matériaux obtenus par les techniques classiques de lavage-tamisage, appliquées soit au sédiment fossilifère de gisements stratifiés, soit aux dépôts des remplissages karstiques des phosphorites du Quercy[2]. Certaines pièces ont été recueillies au cours d'opérations de fouille. La documentation consiste surtout en dents isolées, mais compte un nombre appréciable de rangées dentaires partielles, supérieures ou inférieures. Quelques échantillons, remarquablement conservés, fournissent de précieux renseignements sur des éléments rarement observés chez ces animaux (notamment la denture antérieure). De part et d'autre de l'Atlantique, les nyctithérüdés ne sont encore connus que d'après leur denture, ou des parties osseuses en relation directe avec les rangées dentaires (dentaire, maxillaire). Il paraît raisonnable d'espérer obtenir, dans les gisements les plus favorables des phosphorites, une documentation relative à l'anatomie crânienne et appendiculaire des nyctithérüdés.

La liste des localités de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur ayant fourni des restes caractéristiques de Lipotyphla est la suivante :

2. Les chercheurs français n'attendaient pas moins que les pertinentes réflexions de E. L. Simons et D. R. Pilbeam (1972, p. 37) pour porter leur attention sur les ressources paléontologiques conservées dans les phosphorites du Quercy.

Source : MNHN, Paris

Gisements stratifiés : Azillanet, Hérault (AZI);
Baby, Gironde (BAB, B-11);
Euzet-les-Bains, Gard (EUZ);
Fons 1, Fons 4, Gard (FI, F4);
Grisolles, Aisne (GRI);
La Livinière 2, Hérault (LIV 2);
Lascours, Gard (LSG);
Robiac-Nord, Robiac-Sud, Gard (RBN, RBS);
Sosis, Espagne (SOS).

Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne) :

Aubrelong 2 (ABL 2);
Célarié (CEL);
Goânac 1 (GOA 1);
Escamps A, B, C (ECA, ECB, ECC);
Cousnat (COU);
La Bouffie (BFI);
Lavergne (LAV);
Le Bretou 1 et 2 (BRE 1, BRE 2);
Les Pradigues (PRA);
Malpérié (MPR);
Perrière (PRR);
Rosières 1, 2, 4 (ROS 1, ROS 2, ROS 4);
Sainte-Néboule (SNB);
Sindou D (SND, SDD);
Tufal (TUF).

Quelques spécimens des anciennes collections des phosphorites, sans provenance précise connue, ont été reconsidérés également. Certains ont été exhumés et récemment signalés par Crochet (1974), en même temps que quelques spécimens nouveaux de Sindou D. D'autres documents anciennement récoltés ont pu être observés dans les collections du Musée de Bâle.

Au total, le matériel inédit dépasse largement le nombre de 500 spécimens. Il est à préciser qu'il s'agit là, de loin, de la plus nombreuse collection d'insectivores du Tertiaire ancien étudiée à ce jour. On est en effet attristé, en dépouillant la littérature et en consultant les collections de référence, par l'indigence quantitative et qualitative des documents qui alimentent notre connaissance de ces mammifères. On est par suite d'autant plus frappé de constater la contradictoire abondance des taxons spécifiques et génériques nommés, guère moins nombreux que les échantillons disponibles. Les descriptions initiales, puis d'abondantes discussions, aboutissant à des remaniements systématiques, ont habituellement recours aux mêmes spécimens rares, souvent uniques, et généralement très fragmentaires, sans que dans l'intervalle la documentation soit augmentée de façon réellement importante. Cette tendance rhétoricienne de la paléontologie semble d'ailleurs plus accusée chez les auteurs nord-américains.

CADRE STRATIGRAPHIQUE

Les Lipotyphla qui font l'objet du présent travail sont saisis dans un cadre stratigraphique et chronologique assez précis, incluant la plus grande partie de l'Eocène supérieur, et le début de l'Oligocène inférieur, jusqu'à l'événement faunique connu depuis Stehlin sous le nom de Grande Coupure, phénomène dont l'ampleur est récemment analysée par Lopez et Thaler (1974).

Source : MNHN, Paris

Eocène supérieur.

Parmi les gisements considérés ici, dont la situation chronologique relative est connue avec quelque certitude, le plus ancien, daté en particulier grâce aux rongeurs, est La Livinière 2 (Hartenberger, Sigé, Sudre 1968 ; Hartenberger 1973). Sa faune, d'âge bartonien inférieur, apparaît plus récente que celles de localités-repères comme Egerkingen et Lissieu.

Un niveau ligniteux proche d'Azillanet serait peut-être légèrement plus ancien, d'après sa situation géologique et sa flore (Feist-Castel 1970) que celui de La Livinière 2. Un spécimen intéressant provient de ce gisement.

Dans le Bartonien supérieur se situent deux localités importantes pour leur faune mammalienne en général, et leur faune de nyctithères en particulier. La plus anciennement connue est Robiac, dont l'ensemble faunique a été récemment étudié par Sudre (1969), et les rongeurs par Hartenberger (1971, 1973 a). Récemment découvert et exploité par M. P. Louis, le riche gisement de Crisolles [3], dans le Bassin de Paris, apparaissait, d'après sa situation à la base du Calcaire de Saint-Ouen, comme légèrement plus ancien que Robiac (cf. Sudre et Louis 1975). Les progrès de l'étude paléontologique (Hartenberger et Louis 1976) tendent à renverser cette première estimation.

Bien que les affinités bartoniennes de la première soient mieux indiquées (cf. Hartenberger, Sigé, Sudre, 1975), les faunes du Bretou et de Fons 1 peuvent être rassemblées dans un même niveau (Hartenberger 1973 a, p. 59), attribué soit au Ludien inférieur (Franzen 1968), soit au Bartonien supérieur.

Semblablement, au stade d'inventaire systématique que représente le présent travail, il paraît judicieux de regrouper dans une autre tranche, plus récente, du Ludien inférieur, un certain nombre de gisements stratifiés ou karstiques en négligeant pour le moment leurs différences d'âge éventuelles, mises en évidence ou restant à préciser. Il s'agit de Fons 4, Euzet, Sosis, La Bouffie, Pradigues, Lavergne. Les trois premières localités ont livré des rongeurs récemment étudiés par Hartenberger (1973 a). Les trois dernières correspondent à des remplissages exploités ces dernières années dans le Quercy. Les indications utilisées pour leur datation résultent des travaux en cours ou à paraître sur leurs faunes de primates (Sudre et Louis), d'artiodactyles, et de rongeurs. La faune des Headon Beds d'Angleterre appartient au même horizon faunique (Cray 1973).

Un niveau plus récent du Ludien inférieur est représenté par les gisements de Perrière et Malpérié, localités du Quercy chronologiquement repérées d'après leurs rongeurs (Hartenberger 1973). D'après les indications d'ensemble fournies par leurs faunes, les sites d'Aubrelong 2 et de Célarié peuvent être attribués au même horizon. Une autre localité du Quercy, Tufal — encore peu exploitée —, est provisoirement rapprochée de ce groupe.

Oligocène inférieur (Ludien supérieur).

D'après l'analyse préliminaire des nouvelles faunes oligocènes recueillies dans le Quercy (de Bonis et *al.* 1973), un seul site, celui de Gousnat, documenterait actuellement un niveau intermédiaire entre ceux de Perrière et d'Escamps. Cet horizon serait corrélable avec celui des gisements de La Débruge et de Cösgen-Kanal, d'où proviennent les restes de *Saturninia* initialement décrits par Stehlin (1940).

Par contre, le niveau qui correspond à la classique faune de Montmartre apparaît richement représenté dans les phosphorites, par les localités d'Escamps, de Rosières 1, 2 et 4, auxquelles il faut ajouter Sindou D, remplissage plus récent qu'il ne semblait primitivement, Sainte-Néboule et Coânac 1, localités mises en chantier depuis seulement 1973. A la même zone appartiennent les gisements stratifiés de Lascours (cf. Hartenberger 1973 a, p. 67) et de Baby (cf. Richard 1946).

Les faunes allemandes du Melanienton (Neustadt et Nordshausen), récemment décrites par Tobien (1971, 1972), et qui recèlent des nyctithéridés, sont rapprochées par cet auteur du niveau de Frohnstetten, postérieur à celui de Montmartre et cependant antérieur à la Grande Coupure.

Le tableau 1 récapitule la succession des différents gisements concernés, en regard des faunes repères classiques et des principales limites d'étage. L'ensemble des localités étudiées s'ordonne sui-

3. L'existence de cette localité aura été très éphémère, puisque les travaux de la même carrière ont successivement mis au jour puis détruit le niveau fossilifère. Rien n'existe encore dans la législation française pour assurer la protection des gisements autres que préhistoriques, et les paléontologues eux-mêmes semblent assez peu s'en soucier. Il y a carrière et carrière...

Source : MNHN, Paris

Échelle stratigraphique	Principales faunes repères (* à rongeurs)	Gisements à nyctithériidés	Autres gisements à nyctithériidés
– 32			
TONGRIEN	Hoogbutsel *		AUBRELONG 1, RAVET
		"GRANDE COUPURE"	
LUDIEN SUPÉRIEUR	Frohnstetten		MÉLANIENTON
	Montmartre	ESCAMPS, ROSIÈRES, SINDOU 0, Ste NÉBOULE, COANAC 1, LASCOURS, BABY	
	La Débruge *	GOUSNAT	LA DÉBRUGE, GÖSGEN-C.
– 36			
LUDIEN INFÉRIEUR	Perrière *	MALPÉRIÉ, PERRIÈRE, AUBRELONG 2, TUFAL ?, CÉLARIÉ	
	Fons 4 *	FONS 4, LAVERGNE, LA BOUFFIE, PRAOÏGUES, SOSIS, EUZET	HEADON BEOS
	Le Bretou *	LE BRETOU, FONS 1	
BARTONIEN	Robiac *	GRISOLLES ROBIAC	MORMONT - ÉCLÉPENS
	La Livinière 2 *	LA LIVINIÈRE 2	
	Egerkingen *	(AZILLANET)	
– 45			
LUTÉTIEN	Bouxwiller *		BOUXWILLER
– 49			
YPRÉSIEN	Mas de Gimel *		MAS DE GIMEL

TABLEAU 1. — Succession chronologique, pendant l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur, des gisements européens de nyctithériidés.

Source : MNHN, Paris

vant une séquence assez fine qui permet, comme cela a lieu pour d'autres groupes de mammifères, de saisir certaines lignées de nyctithériidés à des stades chronologiques et évolutifs différents. Cela n'est cependant pas possible pour toutes les espèces reconnues.

Si l'on utilise les corrélations proposées par Berggren (1969) entre données radiométriques et limites stratigraphiques, on peut apprécier la durée de la séquence considérée : celle-ci s'étale sur une période d'approximativement dix millions d'années. Pour cette époque du Tertiaire ancien, l'étude des mammifères autorise des séparations biostratigraphiques de l'ordre du million d'années. Encore faut-il souligner que l'échelle utilisée ici est délibérément simplifiée. La confrontation des travaux portant sur l'évolution des lignées dans différents groupes de mammifères devrait permettre d'atteindre dans un proche avenir une finesse de séparation beaucoup plus grande.

AVERTISSEMENT

Terminologie.

La nomenclature cuspidienne utilisée dans le présent travail reprend celle exposée par Van Valen (1966, p. 7-9, fig. 1) pour des dents de type tribosphénique. La série prémolaire est ici numérotée de l'avant vers l'arrière, à la différence de la numérotation utilisée dans les descriptions originales de *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940 et de *Paradoxonycteris soricodon* REVILLIOD, 1922.

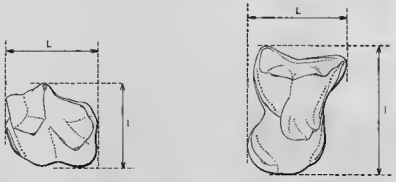

FIG. 1. — Mensurations des longueurs (L) et largeur (l) sur les molaires inférieures (a) et supérieures (b).

Abréviations.

En plus des sigles qui correspondent aux noms des gisements étudiés (cf. *ante*), certaines abréviations se rapportent à d'autres localités :

A. C. QU; AQM; PQ	: Quercy, anciennes collections ;
Db	: La Débruge ;
ECL	: Eclépens (Mormont) ;
G. C.	: Gösgen Kanal ;
HDL	: Hordle Cliff ;
H. H.	: Headon Hill ;
Mt	: Mormont ;
Nhs	: Nordshausen ;
Ns	: Neustadt.

Les institutions ou collections auxquelles appartiennent les fossiles étudiés, consultés, ou mentionnés, sont les suivantes :

Source : MNHN, Paris

AMNH : American Museum of Natural History;
CL : Collection P. Louis, Reims;
MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris;
MHNB : Naturhistorisches Museum, Bâle;
MMn : Musée d'Histoire Naturelle, Montauban;
UB : Université de Bordeaux;
UM : Université de Montpellier;
USNM : United States National Museum;
YPM : Yale Peabody Museum.

Sauf mention contraire, et exception faite du matériel de Grisolles (CL) et de Baby (UB), les spécimens étudiés dans ce travail sont déposés dans les collections de l'Université de Montpellier (Laboratoire de Paléontologie).

Mensurations.

Les mensurations ont été effectuées par visée optique à l'aide d'une loupe à oculaire réticulé et d'une platine à déplacements micrométriques croisés et lecture sur cadrans.

Les grandeurs mesurées sont d'une part les longueurs de rangées dentaires, ou de parties de rangées dentaires, d'autre part les longueur et largeur des différentes dents. Pour ces dernières valeurs, la technique de mensuration adoptée est illustrée par la figure 1.

Des difficultés tenant à la nature du matériel mesuré doivent être soulignées, entre autres :

1. — L'orientation des molaires inférieures isolées par rapport à un plan sagittal vertical, naturel ou théorique, est relativement aléatoire. Pour un même opérateur, l'appréciation subjective de cette orientation peut varier sensiblement d'un spécimen à un autre. Il s'ensuit une importante variation incidente dans la mensuration transversale des dents.
2. — Pour les éléments pris séparément à l'intérieur d'une rangée dentaire, il est délicat de retrouver une orientation semblable à celle attribuée — assez arbitrairement — aux dents isolées.

Ces difficultés sont de nature à nuire à la portée des comparaisons que l'on voudrait établir à l'aide des seules données métriques présentées ici.

Les abréviations utilisées dans les tableaux de mensurations sont les suivantes :

L : longueur;
l : largeur;
H : hauteur;
n : nombre d'échantillons mesurés;
LV : limites de variation;
M : moyenne;
s : écart-type;
SM : erreur-standard de la moyenne.

Dans les tableaux de mensurations des dents, le premier chiffre correspond à la longueur, le second à la largeur. Les parenthèses indiquent que la valeur donnée résulte d'une estimation. Les dimensions sont exprimées en millimètres. L'échelle accompagnant les dessins correspond à 1 mm.

REMERCIEMENTS

La présente étude a largement bénéficié du prêt, par M. Pierre Louis, de sa collection de nyctithéridés de Crisolles, intéressante par sa richesse, sa diversité, son originalité. L'important travail de prospection, de lavage et de tri accompli par M. Louis, aidé sur le terrain par M. H. Menu, contribue maintenant à une notable amélioration de la connaissance des faunes bartoniennes.

Source : MNHN, Paris

Des restes d'insectivores du Bassin d'Aquitaine, notamment de Baby, aimablement prêtés par M. Michel Ringeade, apportent de leur côté un précieux complément documentaire.

A travers plusieurs années, M. D. E. Russell n'a cessé de dispenser son attention et son aide chaleureuses à tout ce qui concernait l'étude des insectivores paléogènes. Plus récemment, le prêt d'une importante collection de moulages, la communication d'observations personnelles et de critiques documentées, ont été de sa part des contributions importantes dans l'élaboration du présent travail.

Diverses critiques ont été également apportées au présent mémoire par M. le Professeur P. M. Butler. Toutes ont été prises en considération, et les divergences qui subsistent incombent à la seule responsabilité de l'auteur. D'autres critiques positives ont été fournies par MM. les Professeurs L. Thaler, R. Hoffstetter, L. Euzet.

Semblablement, la collaboration avec M. J.-Y. Crochet a toujours été marquée par sa disponibilité et sa gentillesse, au fil des discussions, dans la communication de nombreux renseignements ou celle des fossiles précédemment étudiés par ses soins.

Les nyctithériidés conservés au Naturhistorisches Museum ont pu être étudiés au cours de divers séjours à Bâle, de 1968 à 1973, rendus toujours agréables par l'accueil du Dr. Hürzeler, des Dr. B. Engesser et E. Heizmann.

Sur le terrain, c'est la collaboration enthousiaste entreprise depuis plusieurs années avec MM. J.-L. Hartenberger, J. Sudre, M^me^ M. Vianey-Liaud, plus récemment dans les phosphorites du Quercy avec MM. J.-Y. Crochet, L. de Bonis, J.-C. Rage, qui, entre tant de fossiles mis au jour, a abouti à la constitution d'une riche collection d'insectivores paléogènes. De nombreux collaborateurs ont aidé à ces travaux, ainsi qu'au laboratoire aux fastidieuses opérations de lavage et de tri.

Les dessins dûs au regretté M. Roger Remy et à M. Christian Pondeville ont été reproduits en réduction par M. Jacques Martin.

Source : MNHN, Paris

SYSTÉMATIQUE

Ordre Lipotyphla HAECKEL, 1866.

Sous-ordre Erinaceomorpha SABAN, 1954.

Famille Nyctitheriidae SIMPSON, 1928.

SOUS-FAMILLE NYCTITHERIINAE SIMPSON, 1928.

Genre *Saturninia* STEHLIN, 1940.

Syn. : *Cryptotopos in* Crochet 1974 (p. 127).

ESPÈCE-TYPE : *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940. Ludien de Cösgen (Kanal), Suisse.

DIAGNOSE : Nyctithériiné de faibles ou très faibles dimensions, à formule dentaire euthérienne généralisée. Incisives inférieures inclinées en avant, à couronne crénelée, sans développement privilégié de l'une d'elles. Canine inférieure et P_1 à couronne projetée en avant, uniradiculées, unicuspides, de grandeur comparable. P_2 et P_3 biradiculées semblables, unicuspides, P_3 fréquemment plus courte et plus basse. P^3 triradiculée, assez variable dans sa morphologie. P_4 et P^4 molariformes. Molaires inférieures à trigonide élevé par rapport au talonide, à paraconide très variable, crête oblique fréquemment en relief sur la paroi postérieure du trigonide, bourrelet postérolabial éventuel, hypoconulide habituellement médian, formant un lobe postérieur sur M_3. M^1 et M^2 à cuspides externes coniques, parfois légèrement dilambdodontes, paraconule constant et généralement sans crête interne, métaconule fréquent, avec sa crête interne, précingulum éventuel, talon allongé et hypocône nettement différencié. M^3 pourvue d'un lobe parastylaire labial-antérieur, d'un métacône réduit sans crête métastylaire, de conules, précingulum, rebord postérolingual et hypocône variables dans leur présence et leur développement. Crêtes inter-radiculaires absentes.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Eocène moyen et supérieur, Oligocène inférieur et moyen.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (Suisse, France, Allemagne, Espagne).

ESPÈCES ATTRIBUÉES : *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940 ;
Saturninia beata (CROCHET, 1974) ;
Saturninia mamertensis n. sp. ;
Saturninia grisollensis n. sp. ;
Saturninia tobieni n. sp. ;
Saturninia hartenbergeri n. sp. ;
Saturninia grandis n. sp. ;
Saturninia intermedia n. sp. ;
Saturninia sp.

Source : MNHN, Paris

Saturninia gracilis STEHLIN, 1940.
(Fig. 2-16).

Saturninia gracilis nov. spec. *in* Stehlin 1940 ;
Saturninia gracilis STEHLIN *in* Tobien 1971 ;
Saturninia gracilis STEHLIN *in* Crochet 1974 ;
Saturninia indet. 1 (Escamps, Rosières) *in* de Bonis *et al.* 1973.

DIAGNOSE PROPOSÉE : *Saturninia* de petite taille. Sur les molaires inférieures : crête oblique parfois ascendante vers le métaconide, hypoconulide médian ou sub-médian, bourrelet postéro-labial constant. Molaires supérieures généralement non-dilambdodontes, sans métaconule, pourvues d'un précingulum éventuel.

TYPE : Bien que le spécimen de La Débruge Db 592, des collections du Naturhistorisches Museum de Bâle, soit étiqueté comme lectotype, Stehlin (1940) n'a pas désigné le type de *S. gracilis*, et n'a pas mentionné, ni représenté le spécimen Db 592. Parmi les pièces de la série-type figurées dans les composites de la description originale, le spécimen le plus complet est l'hémimandibule gauche C. C. 879, portant P_3-M_3. Ce fossile, de Gösgen (Kanal) semble devoir être désigné ici comme lectotype de l'espèce.

SYNTYPES : Du fait de la provenance du lectotype, la série-type comprend les spécimens du Ludien de Gösgen (Kanal) sur lesquels Stehlin a fondé la description de l'espèce *S. gracilis*.

GISEMENT-TYPE : Remplissage karstique de Gösgen (Kanal), Canton de Soleure, Suisse.

AUTRES GISEMENTS : Les Pradigues, La Bouffie, Malpérié, Perrière, Aubrelong 2, Célarié, La Débruge, Cousnat, Escamps, Sindou D., Rosières 1, 2 et 4, Sainte-Néboule, Coânac 1, Baby.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Eocène terminal, Oligocène inférieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (Suisse, France).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Cf. mensurations (Tableaux 3-11, p. 110-118).

OBSERVATIONS.

La description initiale, due à Stehlin (1940) a fait connaître pour l'essentiel la morphologie dentaire de *Saturninia*. Des compléments ont été fournis par Tobien (1971) avec des fossiles de l'Oligocène inférieur d'Allemagne, et par Crochet (1974) avec quelques anciens et nouveaux documents des phosphorites.

Mais beaucoup d'incertitudes subsistent, relatives à la denture antérieure de *Saturninia*. La connaissance que l'on a actuellement des Lipotyphla paléogènes d'Europe et d'Amérique du Nord montre la coexistence de nombreuses lignées très proches, voire indiscernables, par la morphologie des dents jugales. Or, d'après leur denture antérieure, ces lignées sont susceptibles d'être attribuées à des familles, voire des sous-ordres distincts.

Stehlin (*op. cit.*) a reconstitué les séries dentaires supérieure et inférieure de *Saturninia gracilis*, espèce génotypique, en associant à des rangées jugales plus ou moins complètes (M^1-M^3, P_4-M_2) des éléments isolés (incisives, prémolaires) trouvés dans les mêmes dépôts, et en combinant en même temps les fossiles de deux gisements contemporains (Gösgen et La Débruge). Cette dernière combinaison semble d'ailleurs parfaitement valide sur le plan spécifique. De même, des documents plus complets sont venus confirmer la reconstitution de la série P^4-M^3.

Mais l'association des rangées jugales avec les dents antérieures du type de celles attribuées à *Saturninia* par Stehlin (*op. cit.*) n'a pas été confirmée, jusqu'à présent, par des spécimens montrant ce type de dents en relation anatomique avec des mandibules ou maxillaires. Tobien (1971) a décrit

Source : MNHN, Paris

de Neustadt des types de molaires appartenant à ce genre, et suivant Stehlin, a associé à ces dents des incisives supérieures et inférieures semblables à celles de La Débruge.

Or, c'est sur ce type d'incisives, et particulièrement sur l'appréciation portée sur l'incisive inférieure identifiée comme I_2, que se fondent ces auteurs pour voir dans *Saturninia* le témoin d'un phylum engagé dans une adaptation préfigurant celle des soricidés. De cette appréciation s'ensuit pour eux l'attribution du genre *Saturninia* à l'ensemble des soricomorphes.

Ainsi qu'on le voit, le problème de la denture antérieure de *Saturninia* revêt une certaine importance, et cela rend souhaitable que l'on n'ait plus recours désormais à des associations conjecturales.

Un autre élément important de la denture de *Saturninia*, négligé ou mal apprécié jusqu'à présent, faute de documentation, mais déjà perceptible d'après la collection réunie au Naturhistorisches Museum de Bâle, réside dans la variabilité morphologique individuelle. Cette variabilité apparaît considérable dès que l'on s'adresse à un matériel suffisant. La mesure que l'on peut en prendre dans une seule population, comme celle de Malpérié, devrait inciter à beaucoup de prudence dans les déterminations de tels fossiles.

Dans cet état de la question, les présentes observations porteront de façon plus précise sur les éléments nouveaux ou jusque-là incertains, et sur l'étendue de la variabilité morphologique chez *Saturninia gracilis*.

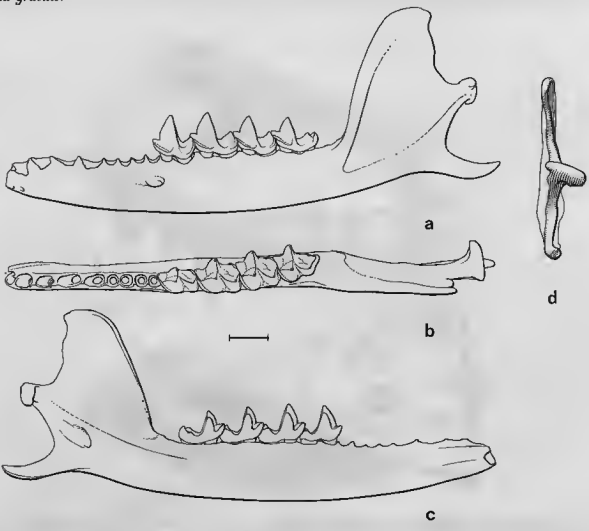

FIG. 2. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; Malpérié, MPR 60 : hémimandibule gauche, alv. I_1-P_3; P_4-M_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale; d : vue postérieure. × 10.

Source : MNHN, Paris

Dentaire. (Fig. 2).

Quelques exemplaires bien conservés (par exemple MPR 60) permettent une observation complète de la mandibule. La branche horizontale relativement longue et grêle, droite dans le plan sagittal, s'effile à son extrémité antérieure. Son bord inférieur présente en vue latérale une courbure régulière convexe vers le bas, donnant à la branche horizontale son maximum de hauteur au niveau de M_1-M_2. Le foramen mentonnier principal s'ouvre très généralement au niveau de la racine postérieure de P_3, à mi-hauteur de l'os. Le bord alvéolaire est pratiquement horizontal. La branche montante possède un processus coronoïde élevé. Son bord antérieur, épaissi, de contour légèrement convexe, s'élève suivant une oblique très redressée. Le sommet est doucement arrondi. Le bord postérieur, très fin, subvertical, a un contour ondulé, en double échancrure. Le condyle se trouve à mi-hauteur de la branche montante : il est simple, fait essentiellement saillie vers l'intérieur, et porte une surface articulaire sub-cylindrique unique, dont l'axe est légèrement oblique vers le bas, l'avant et l'intérieur. Le processus angulaire, long, effilé, se recourbe vers le haut. La fosse massétérique, longue et haute, est nettement creusée, bien délimitée en avant et en bas. La face interne du processus coronoïde est très plane, limitée en bas par la crête du col, faible mais nette, ascendante d'avant en arrière, et au dessous de laquelle, en position bien postérieure, s'ouvre le foramen dentaire.

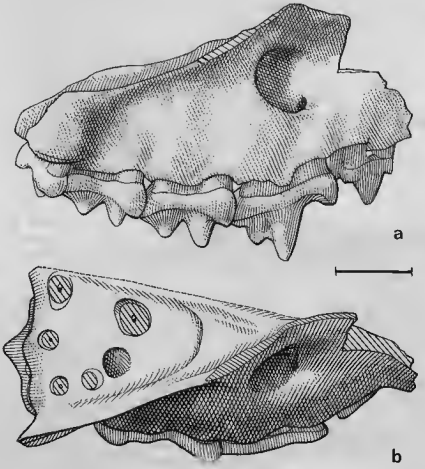

FIG. 3. — *Suturninia gracilis* STEHLIN ; Escamps, ECA 8 : fragment de maxillaire droit, P^3-M^3 en place. a : vue externe ; b : vue supérieure. × 20.

Source : MNHN, Paris

Maxillaire. (Fig. 3).

L'anatomie crânienne et post-crânienne de *Saturninia* n'est pas connue. Plusieurs fragments, comme le spécimen ECA 8, permettent maintenant de relever quelques caractères de la région maxillaire.

Le bord antéro-inférieur de l'orbite, très mince, se trouve bas placé, rapproché du plan inférieur de l'os maxillaire. Le rétrécissement du rostre s'amorce au niveau de P^4 et se prolonge au niveau de P^3. Le canal infra-orbitaire, très ouvert et assez court, s'ouvre vers l'avant immédiatement au-dessous du bord de l'orbite, et au-dessus de P^4, par un foramen bien arrondi. Un petit orifice s'ouvre dans la paroi interne inférieure du foramen infra-orbitaire. Il s'agit du conduit présent chez de nombreux insectivores, y compris semble-t-il *Gypsonictops hypoconus* du Crétacé supérieur (cf. Clemens 1973, p. 17, fig. 8 a), qui fait communiquer la région antérieure du canal infra-orbitaire avec la cavité olfactive (cf. McDowell 1958, p. 146). L'angle antéro-inférieur de la cavité orbitaire comporte un plancher osseux triangulaire bien développé et plat. Dans le renfoncement antérieur de cette région débouche le canal infra-orbitaire. L'amorce du processus zygomatique, nettement saillante en dehors, se situe généralement au niveau de M^3, ou peu en arrière. L'apophyse possède une faible épaisseur, et sa hauteur paraît décroissante vers l'arrière.

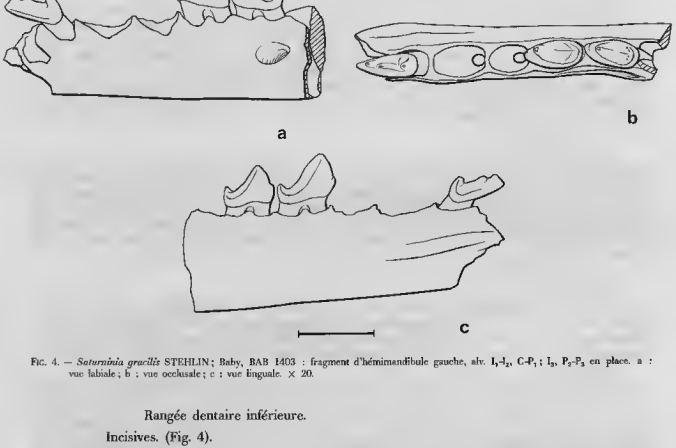

FIG. 4. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; Baby, BAB 1403 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. I_1-I_2, C-P_1; I_3, P_3-P_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Rangée dentaire inférieure.

Incisives. (Fig. 4).

Les spécimens suffisamment bien conservés pour permettre d'observer des incisives en place sont rares. Il est par contre possible, sur certaines pièces (MPR 60, fig. 2), de voir les alvéoles des trois incisives. Dans une lignée de *Saturninia* très proche de *gracilis*, quoique différente (cf. p. 58), un

Source : MNHN, Paris

fragment antérieur d'hémimandibule droite (GRI 632) montre I_2 en place. D'après la disposition et l'importance relative des alvéoles sur le spécimen MPR 60 (fig. 2), *S. gracilis* possédait une I_2 certainement semblable.

Cette dent, implantée obliquement, se projette vers l'avant dans une position intermédiaire entre l'horizontale et la verticale. La couronne se développe elle-même vers l'avant par rapport à la racine, comme font les autres dents antérieures succédant à I_2, jusqu'à P_1. Progressivement élargie vers l'arrière, bombée vers l'extérieur, bordée d'un léger bourrelet lingual, la couronne porte sur sa crête longitudinale quatre dentelures alignées, séparées par des échancrures étroites et profondes. Une I_2 de même type est rencontrée chez *Amphidozotherium* (cf. p. 82).

Le type de dent défini par l'exemplaire (NHMB) Db 664, et identifié comme la I_2 de *Saturninia* par Stehlin (*op. cit.*) et Tobien (*op. cit.*), correspond bien à celui décrit ci-dessus. Cependant cette dent n'a pas sur la mandibule l'importance relative que lui attribuent ces auteurs (cf. Stehlin fig. I c, p. 300), ne se projette pas horizontalement, et finalement ne montre pas un développement privilégié par rapport aux autres incisives et dents antérieures.

Il semble donc que l'on ne puisse voir, dans la denture antérieure de *Saturninia*, aucun caractère représentant l'ébauche d'une adaptation de type soricoïde, comme cela est manifeste chez le genre *Plesiosorex* (cf. Viret 1946, p. 315, fig. 1; Wilson 1960, p. 23, fig. 11 a).

La denture antérieure de *Saturninia* paraît encore appartenir au type généralisé des formes ancestrales. Celui-ci, peu documenté pour les érinacéomorphes anciens, doit être assez bien reflété par des lepticticidés, comme *Ictops dakotensis*, insectivores conservateurs qui dérivent éventuellement de la même souche proteuthérienne (cf. Clemens 1973).

La 3e incisive inférieure (I_3) de *Saturninia gracilis* peut être observée en place sur un fragment antérieur d'hémimandibule gauche provenant de Baby (8.II.1403, fig. 4). Cette dent, implantée obliquement dans la mâchoire, semble légèrement plus petite et plus basse que l'I_2 décrite précédemment. Sa couronne se développe en avant, et recouvrait partiellement la dent précédente. Ses flancs labial et lingual sont pourvus chacun d'un fin bourrelet. La crête longitudinale forme trois denticules pratiquement alignés. Le denticule postérieur, plus net, détaché des autres, préfigure la cuspule observée sur le bord postérieur de C et P_1, de sorte que la morphologie de cette I_3 est intermédiaire entre celles de I_2 et des dents uniradiculées suivantes.

Canine. (Fig. 5).

Un spécimen de Perrière (PRR 19) montre la canine en place sur un fragment antérieur d'hémimandibule gauche conservant la série C-M_1. Cette dent ne présente *aucun* développement caniniforme. Sa racine est implantée obliquement, et la couronne, comme chez I_2, I_3 et P_1, se projette quelque peu en avant. Elle porte une crête longitudinale au profil bombé en avant de l'unique cuspide, et une crête postérieure oblique, adoucie, et marquée d'une légère angulation. Les flancs lingual et labial sont simplement renflés. L'arrière de la couronne forme un rebord arrondi, culminant en une petite cuspule médiane.

Prémolaires :

P_1. (Fig. 5).

Le même spécimen (PRR 19) montre une P_1 bien semblable à celle figurée par Stehlin (*loc. cit.*) d'après l'exemplaire C. C. 879 de Cösgen (Kanal). P_1 ressemble fortement à la canine qui la précède. Sa racine unique est toutefois implantée verticalement (et son alvéole a un plus faible diamètre), et la couronne présente des proportions légèrement différentes : elle est un peu plus courte et plus large.

P_2. (Fig. 4-5).

Cette prémolaire, comme les dents suivantes, possède deux racines. Sa morphologie reste simple, et ne diffère pas beaucoup de celle de C et de P_1. La dent se développe moins en avant que celles-ci, et le sommet se projette au niveau de la racine antérieure. La crête longitudinale a une orientation d'ensemble légèrement oblique vers l'avant et l'intérieur. La base de la couronne forme un petit rebord triangulaire saillant vers l'avant et l'intérieur, et portant une faible cuspule (équivalent du paraconide des dents jugales). Le rebord postérieur est semblable à ceux de C et P_1. La dent décrite ici est conforme aux quelques exemplaires de P_2 présents dans le matériel de Cösgen et de La Débruge.

Source : MNHN, Paris

P_3. (Fig. 4-5).

Il en est de même pour P_3. Cette prémolaire reproduit d'ailleurs la structure présentée par la P_2, avec des dimensions très légèrement inférieures.

Une certaine variabilité de P_2 et de P_3 peut être relevée d'après l'ensemble du matériel disponible : ces prémolaires médianes sont plus ou moins développées et élevées. La saillie antéro-interne est généralement marquée, mais plus ou moins forte, parfois peu distincte (MPR 78, MPR 161). Le rebord postérieur, plus ou moins développé, peut se montrer pratiquement effacé, ou, à l'opposé, très marqué et porteur d'une cuspule très nette (BAB 1403).

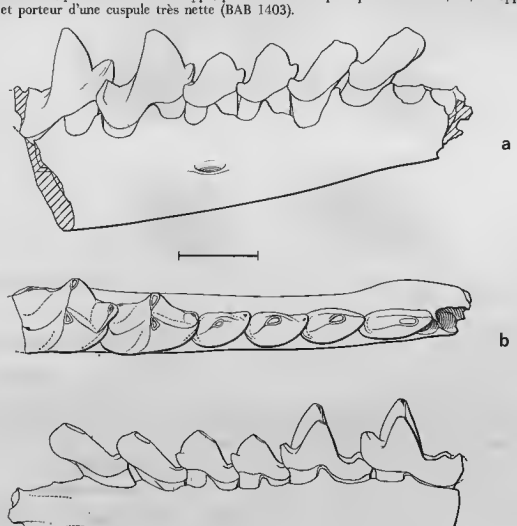

FIG. 5. — *Saturninia gracilis* STEHLIN ; Perrière, PRR 19 : fragment d'hémimandibule droite, alv. I_2-I_3 ; C-M, en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

P_4. (Fig. 2, 5-6).

La P_4 de *S. gracilis*, dont la morphologie est connue d'après les exemplaires étudiés par Stehlin (*op. cit.*), est représentée par d'assez nombreux spécimens dans le nouveau matériel. Cette dent typiquement molariforme montre une variabilité notable. Le paraconide apparaît différemment développé

Source : MNHN, Paris

suivant les individus ; il est quelquefois réduit au point qu'on ne peut le distinguer de l'extrémité du cingulum antéro-labial ; il peut alors être effacé totalement par l'usure. Le cingulum antéro-labial est inégalement prononcé. La position relative des protoconide et métaconide, disposés dans un même plan transversal, paraît un élément plus stable. Le talonide est habituellement bien constitué, mais son bassin se montre inégalement large et long. La crête oblique ne s'élève généralement pas vers le métaconide comme cela est fréquent sur les molaires. La plus nette et plus constante cuspide du talonide est l'hypoconide. L'hypoconulide, et surtout l'entoconide, peuvent être faibles, voire indistincts. La position de l'hypoconulide varie faiblement de part ou d'autre du plan longitudinal médian. L'entoconide apparaît inégalement éloigné de la paroi postérieure du métaconide.

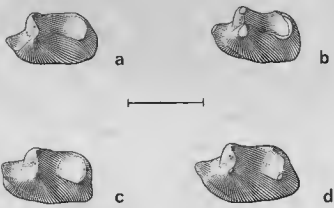

FIG. 6. — *Saturninia gracilis* STEHLIN : variabilité morphologique de la P_4. a : Aubrelong 2, ABL.2.513 ; b : Perrière, PRR 55 ; c : Sindou D, SDD 39 ; d : Malpérié, MPR 76. Vues occlusales. × 20.

M_1, M_2. (Fig. 2, 5, 7-8).

La morphologie des molaires inférieures de *Saturninia*, comme celle de P_4, correspond à celle observée chez les nyctithériidés et certains adapisoricidés.

A l'intérieur d'une même espèce et à l'intérieur d'une même population, la variabilité de ces molaires est importante. La largeur basale du talonide peut égaler celle du trigonide, mais peut aussi la dépasser très sensiblement. Le paraconide est nettement l'élément le plus variable ; il peut se présenter sous la forme d'une cuspide pyramidale triangulaire, plus ou moins acérée, quelquefois minuscule, mais aussi sous forme d'une crête transversale d'épaisseur variable, quelquefois laminaire et très mince. Le cingulum antéro-labial est constamment présent, mais plus ou moins épais. Le protoconide a une épaisseur antéro-postérieure variable, et peut présenter un aspect nettement pincé.

Le bassin du talonide est inégalement large suivant les individus. La crête oblique a une extension antérieure très variable : elle peut s'arrêter à la base du métaconide, ou constituer un relief plus ou moins vif sur la paroi postérieure du trigonide, en rejoignant le sommet du métaconide. Aucun mésoconide, même rudimentaire, n'a été observé dans tout le matériel disponible.

L'entocristide est généralement indentée, mais peut conserver sa hauteur, sans indentation. L'hypoconide est la cuspide la plus forte et la plus constante sur le talonide. L'entoconide peut avoir la même importance que l'hypoconide, mais est fréquemment plus faible, et quelquefois l'usure suffit à le rendre peu distinct. L'hypoconulide, de force variable comme l'entoconide, est toujours nettement postérieur au plan transversal défini par l'hypoconide et l'entoconide, mais sans former un lobe comme sur la M_3. Sa position est médiane ou légèrement décalée vers le bord lingual, mais jamais très étroitement rapprochée de l'entoconide. Le cingulum postéro-labial est constant, plus ou moins épais.

M_3. (Fig. 2, 8-10).

La dernière molaire inférieure de *Saturninia* a un aspect bien caractéristique, mais présente le même type de variabilité que les autres molaires. Celle-ci affecte l'importance relative et la forme du paraconide, la force du cingulum antéro-labial, l'extension ascendante de la crête oblique et l'inégalité

Source : MNHN, Paris

de relief qu'elle peut constituer sur la paroi postérieure du trigonide, le développement et la position relative de l'entoconide et de l'hypoconulide.

La M_3 est rendue particulière par ses moindre hauteur et largeur absolues, et surtout par son talonide nettement plus étroit et plus long que le trigonide. Cette longueur accrue est due à la position très reculée de l'hypoconulide. Celui-ci constitue à lui seul un petit lobe postérieur au contour arrondi, généralement médian, mais pouvant se trouver légèrement déjeté du côté lingual.

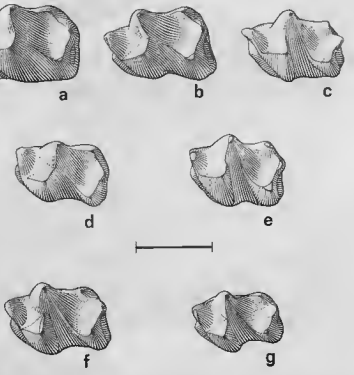

FIG. 7. — *Saturninia gracilis* STEHLIN : variabilité morphologique des M_1 et M_2 dans la population de Malpérié. a : MPR 70 ; b : MPR 48 ; c : MPR 61 (inv.) ; d : MPR 52 (inv.) ; e : MPR 57 (inv.) ; f : MPR 71 ; g : MPR 65. Vues occlusales. × 20.

Rangée dentaire supérieure.

Dents antérieures.

Dans le matériel provenant de La Débruge se trouve un type de dent identifié par Stehlin (*op. cit.*, fig. 4 C, p. 304) comme l'incisive antérieure supérieure de *Saturninia gracilis*. Tobien a trouvé des dents isolées semblables dans le gisement allemand de Neustadt, et les a rapportées sous la même identification au *S.* cf. *gracilis* de cette localité.

Il est tout à fait vraisemblable que *Saturninia* possède une I^1 de ce type. Il s'agit d'une morphologie coronaire plutôt simple et primitive, que l'on pourrait retrouver, à quelques différences de taille près, sur toutes les dents antérieures, de I^1 à P^1. De ce fait, une nette réserve doit être formulée quant à l'identification et la détermination précises de telles dents isolées, et quant à l'argumentation qui en a été développée. Pour les auteurs cités, ce type d'I^1 témoignerait en effet d'une évolution vers l'incisive antérieure forte et bifide des soricomorphes évolués.

Si « l'incisive » de Neustadt figurée par Tobien (*op. cit.*, pl. 2, fig. 7) est d'une taille assez forte à côté des P^4, M^1 ou ^{2}, et M^3 de *S.* cf. *gracilis* de même provenance (Fig. 8, 9, 10), Stehlin, dans sa reconstitution, a par contre nettement exagéré, sinon doublé, les dimensions du spécimen Db 665 par rapport à celles des dents jugales.

Source : MNHN, Paris

Plusieurs dents *isolées* de cette sorte ont été recueillies dans les gisements considérés ici. Il semble relativement prudent de ne pas les utiliser. Un spécimen cependant (GOU 34) peut être rapporté avec quelque sûreté à une espèce donnée, différente de *S. gracilis*, et fournit sur la denture antérieure de *Saturninia* une information réellement appréciable (cf. p. 49). D'après les alvéoles conservés sur le spécimen PRA 502, la P^2 de *S. gracilis* pourrait comporter trois racines, à l'égal de la P^3. Mais une certaine variabilité intervient peut-être à ce niveau.

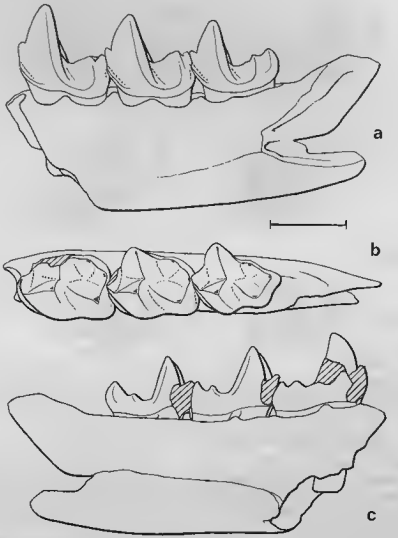

FIG. 8. — *Saturninia gracilis* STEHLIN ; Malpérié, MPR 64 : fragment d'hémimandibule gauche, M_1-M_2 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Dents jugales.

En vue d'ensemble latérale (Fig. 3), les protocônes disposés suivant l'horizontale, la rangée jugale supérieure de *S. gracilis* montre une décroissance progressive et importante de la hauteur des cuspides externes, depuis P^4 jusqu'à M^3. Vers l'avant, la diminution de hauteur paraît plus brutale, à ne considérer que la forte différence entre P^4 et P^3.

Source : MNHN, Paris

P^3. (Fig. 11).

D'après les spécimens disponibles, cette prémolaire est susceptible d'une assez grande instabilité morphologique chez le genre *Saturninia*. Mais peu de documents sont utilisables pour l'espèce *S. gracilis*.

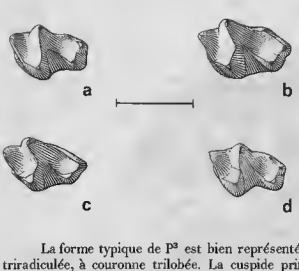

FIG. 9. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; variabilité morphologique de la M_3. a : Malpérié, MPR 65; b : Malpérié, MPR 73; c : Perrière, PRR 60; d : Malpérié, MPR 74 (inv.). Vues occlusales. × 20.

La forme typique de P^3 est bien représentée par l'exemplaire ECA 8. Il s'agit d'une dent petite, triradiculée, à couronne trilobée. La cuspide principale, unique, sans rebord externe, est pourvue de prolongements stylaires antérieur et postérieur, portant chacun une petite cuspule. Issue du sommet principal, une crête longitudinale atteint le style postéro-externe. Un lobe lingual arrondi porte un protocône nettement différencié, dont les crêtes antérieure et postérieure rejoignent les régions stylaires correspondantes.

Deux exemplaires de La Débruge (NHMB) Nd 762 et Db 488 montrent la P^3 en relation avec P^4. Ces P^3 inégalement élancées, pourvues d'un rebord labial, n'ont pas de styles ni de lobe lingual aussi développés que la P^3 du spécimen ECA 8. Elles sont relativement plus petites que cette dernière.

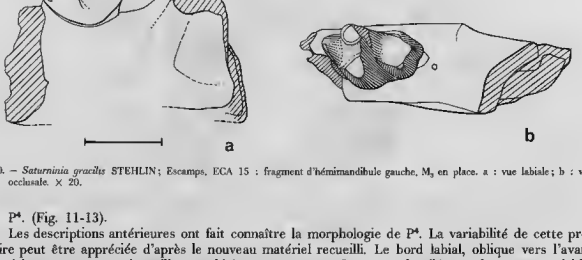

FIG. 10. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; Escamps, ECA 15 : fragment d'hémimandibule gauche, M_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

P^4. (Fig. 11-13).

Les descriptions antérieures ont fait connaître la morphologie de P^4. La variabilité de cette prémolaire peut être appréciée d'après le nouveau matériel recueilli. Le bord labial, oblique vers l'avant et l'intérieur, se montre subrectiligne ou légèrement convexe. Le parastyle, élément fortement variable, est soit volumineux et saillant en avant, soit très réduit, cuspidé ou non, relié ou non au paracône par une crête. La séparation entre paracône et métacône, généralement nette mais plus ou moins accusée, peut être très faible et dès lors facilement effacée par l'usure. Le paraconule, parfois marqué, est plus

Source : MNHN, Paris

fréquemment absent. Le précingulum peut être absent, faible, ou épais. Le talon portant toujours un petit hypocône semblable à celui des molaires est inégalement développé en proportions : sa longueur et son extension transversale apparaissent relativement indépendantes. Il s'individualise plus ou moins nettement par une échancrure éventuelle du bord lingual, le séparant du protocône.

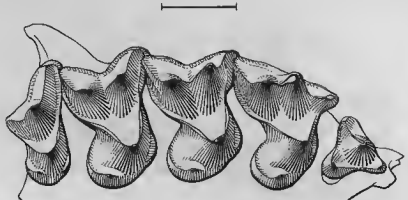

FIG. 11. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; Escamps, ECA 8 : fragment de maxillaire droit, P^3-M^3 en place. Vue occlusale. × 20.

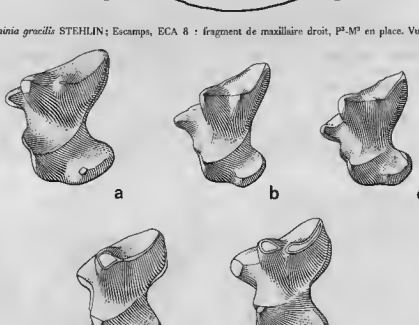

FIG. 12. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; variabilité morphologique de la P^4 dans la population de Malpérié. a : MPR 186 (inv.); b : MPR 117; c : MPR 39; d : MPR 38; e : MPR 44 (inv.). Vues occlusales. × 20.

M^1, M^2. (Fig. 11, 13-14).

Le nouveau matériel fournit une bonne appréciation de la variabilité de ces molaires, dont la structure est connue grâce aux travaux antérieurs. Le bord labial, en général plus échancré sur M^2 que sur M^1, est inégalement creusé suivant les individus, en V plus ou moins ouvert. L'ensemble de la région du parastyle peut former un massif triangulaire, nettement saillant vers l'avant. Le parastyle

Source : MNHN, Paris

est fréquemment cuspidé; une crête éventuelle joint le parastyle au paracône. Le métastyle reste toujours crestiforme, son extrémité plus souvent anguleuse qu'arrondie. Les paracône et métacône n'ont pas toujours de crêtes médiales distinctes. Ces crêtes éventuelles se rejoignent dans le plan vertical, rarement en direction labiale. Aucune ébauche de mésostyle n'a été observée. Les rebords antérieur et postérieur qui prolongent les préprotocrista et postprotocrista, toujours distincts, ont une épaisseur variable. Le paraconule, rarement puissant, rarement absent, est d'importance inégale. Le métaconule apparaît peu souvent différencié. Le précingulum peut être absent, faible ou épais, voire cuspidé, court ou très étendu transversalement, venant quelquefois sur le bord lingual du protocône. Le talon, généralement bien développé, a une extension longitudinale et transversale variable. Il s'individualise rarement par une échancrure linguale, et porte un hypocône habituellement net, parfois fort, suivi d'une crête également nette formant le bord du talon. De même que les molaires inférieures, les molaires supérieures n'ont pas de crêtes inter-radiculaires.

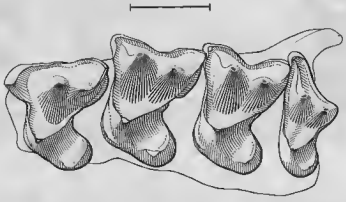

FIG. 13. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; Malpérié, MPR 20 : fragment de maxillaire gauche, P^4-M^2 en place. Vue occlusale. × 20.

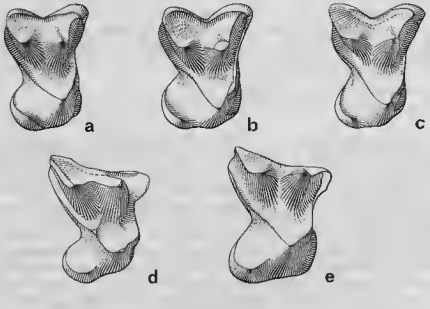

FIG. 14. — *Saturninia gracilis* STEHLIN; variabilité morphologique des M^1 et M^2 dans la population de Malpérié. a : MPR 21; b : MPR 32; c : MPR 29; d : MPR 19 (inv.); e : MPR 24. Vues occlusales. × 20. (*N. B.* : a, b, c : M^2; d, e : M^1).

Source : MNHN, Paris

Les proportions de M^1 et M^2 diffèrent légèrement (cf. mensurations, tableau 10) : M^2 montre une plus grande étroitesse antéro-postérieure, ne s'accompagnant pas forcément d'une plus grande largeur transversale. Le rebord labial est plus ouvert et plus étroit sur M^1 que sur M^2.

Quelques rares exemplaires de $M^{1\,2}$ (MPR 19, 25, PRR 61, BAB 8-II-1405 ; Fig. 15) présentent un morphotype extrême, bien caractéristique : les crêtes sont nettement marquées ; les crêtes médiales des paracône et métacône se rejoignent en direction labiale ; les conules sont nets, y compris le métaconule ; le talon montre une certaine brièveté transversale. L'une de ces dents (MPR 25) d'après la minceur et le tranchant de son émail, et la faible épaisseur des parois des racines, pourrait être interprétée comme une DP^4.

FIG. 15. — *Saturninia gracilis* STEHLIN ; Malpérié, MPR 25 : DP^4 (?) droite. Vue occlusale. × 20.

FIG. 16. — *Saturninia gracilis* STEHLIN ; variabilité morphologique de la M^2. a : Aubrelong 2, ABL.2.510 ; b : Baby, BAB 1404 (inv.) ; c : Malpérié, MPR 37. Vues occlusales. × 20.

M^2. (Fig. 11, 13, 16).

La dernière molaire supérieure de *Saturninia gracilis* manifeste également une certaine variabilité autour du type morphologique décrit par les auteurs. La région du parastyle, plus ou moins forte, est pourvue accessoirement d'un rebord crestiforme formant cuspide, mais la crête paracône-parastyle semble assez constante et nette. Le léger rebord labial présent sur les autres dents jugales supérieures est ici plus ou moins distinct. Le métacône forme une cuspide inégalement forte, pouvant même être peu différenciée. Le paraconule est rare et faible. Le talon, très réduit par rapport à ceux de M^1-M^2, a une extension longitudinale et transversale variable, où l'hypocône est rarement distinct. Le précingulum est inconstant.

MENSURATIONS : cf. tableaux 3-11, p. 110-118.

DISCUSSION.

L'espèce *Saturninia gracilis* est dorénavant bien documentée dans les gisements de l'Eocène terminal et de l'Oligocène inférieur, et son identification n'y pose pas trop de problèmes. Les choses se compliquent dès un niveau légèrement plus ancien, tel que celui représenté par la faune de Robiac. Un certain doute subsiste quant à la reconnaissance, dans l'un des *Saturninia* de ce gisement, d'un stade ancestral de l'espèce *gracilis*. C'est pourquoi il semble préférable pour l'instant de restreindre la définition de cette dernière à un certain ordre de dimensions. Cela reviendra à concevoir arbitrairement cette espèce, à l'égal de beaucoup d'autres, comme un segment chronologique dans une lignée donnée. Le stade supposé ancestral de *Saturninia gracilis* fera l'objet d'une rubrique spécifique séparée.

En plus des gisements classiques de Gösgen-Kanal et La Débruge, les nouvelles localités où la présence de l'espèce *S. gracilis* est garantie par un matériel suffisant, au moins qualitativement, sont les suivantes : Les Pradigues, La Bouffie, Malpérié, Perrière, Aubrelong 2, Gousnat, Rosières 1 et 4, Escamps, Sindou D, Sainte-Néboule, Coânac 1, Baby, Célarié.

La nouvelle documentation disponible permet une discussion des fossiles de Neustadt récemment décrits par Tobien (1971) sous la détermination *S.* cf. *gracilis*, et considérés par cet auteur comme représentant un stade évolué de l'espèce *gracilis*. Tobien (*op. cit.*) a lui-même noté plusieurs carac-

Source : MNHN, Paris

tères distinguant la forme de Neustadt du *Saturninia* typique de Gösgen et de La Débruge. Sans reprendre ici les arguments trop conjecturaux relatifs à la denture supérieure antérieure, on peut rappeler :

– les dimensions sensiblement plus grandes des dents de Neustadt ;
– le métacône mieux distinct sur la P^4 de la forme allemande ;
– l'importance des conules sur les molaires supérieures de Neustadt, y compris M^3 ;
– la présence sur ces mêmes dents d'un mésostyle ébauché où convergent les crêtes médiales du paracône et du métacône.

Il est apparu, en outre, que le développement du métaconule (très net sur la $M^{1\,2}$ et la M^3 figurées par Tobien, *op. cit.*, pl. 2, fig. 9 a, 10 a) est un caractère rare chez *S. gracilis*. La présence de conules (paraconule et métaconule) représente un caractère primitif dans de nombreux groupes de mammifères à dents tribosphéniques. Il serait donc étonnant que la lignée de *S. gracilis* ait successivement tendu à perdre, puis réacquérir un métaconule. Pour cette raison, il semble que l'on doive chercher à rattacher le *Saturninia* de Neustadt à une autre lignée que celle du *S. gracilis*.

A travers les niveaux de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur où l'on peut la suivre, l'espèce *S. gracilis* ne présente pas de tendance évolutive nettement affirmée. La variabilité morphologique observée sur la denture reste toujours importante. L'élément le plus instable, surtout dans ses dimensions, semble être la P^3. Un processus de régression des P3 supérieure et inférieure est manifeste dans d'autres lignées d'érinacéomorphes plus ou moins proches de celle de *S. gracilis*. Il paraît sensible, mais à un moindre degré, chez cette dernière espèce.

Saturninia mamertensis[4] n. sp.
(Fig. 17-25).

? *Saturninia* sp. 1 *in* Hartenberger, Sigé, Sudre 1968 (p. 22) ;
Saturninia sp. 2 *in* Sudre 1969 (p. 108-109) ;
Saturninia sp. II (Robiac) *in* Garimond, Remy, Sudre 1975.

DIAGNOSE : *Saturninia* de petite taille. Molaires inférieures à trigonide redressé et crête oblique généralement ascendante vers le métaconide, hypoconulide médian, bourrelet postéro-labial faiblement différencié. Molaires supérieures sans tendance dilambdodonte, sans métaconule. Précingulum faible ou absent.

TYPE : RBN 6033, fragment d'hémimandibule droite portant P_4-M_1.

MATÉRIEL : cf. mensurations (Tableaux 12-14, p. 119-121).

GISEMENT-TYPE : Robiac (Robiac-Nord), Gard.

AUTRES GISEMENTS : Robiac-Sud, La Livinière 2?, Le Bretou?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Bartonien supérieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

OBSERVATIONS.

La morphologie dentaire de cette espèce apparaît très semblable à celle présentée par *Saturninia gracilis*. Les dimensions sont dans l'ensemble inférieures à celles relevées chez cette dernière espèce.

Rangée dentaire inférieure (Fig. 17-19).

Les éléments antérieurs C, P_1, P_2, P_3 peuvent être observés en place grâce aux spécimens RBN 6043 et RBN 6012.

4. De Saint-Mamert (Gard), commune du gisement de Robiac.

Source : MNHN, Paris

La canine est plus élevée que P_1, P_2 et P_3. Sa racine unique est implantée obliquement. Sa couronne, projetée en avant, présente la même allure que la canine de *S. gracilis*.

P_1 est également uniradiculée. Sa couronne, projetée en avant, est basse et courte par rapport à celle de la canine. La morphologie de P_1 s'identifie au type décrit chez *S. gracilis*.

P_2 possède deux racines, et une couronne semblable à celle de P_1. La crête longitudinale de ces prémolaires montre une très légère obliquité vers l'avant et l'intérieur.

P_3, biradiculée, morphologiquement semblable à la P_2, apparaît plus petite que cette dernière. La saillie antéro-linguale variablement différenciée sur P_1 et P_3 de *S. gracilis* n'est pas distincte sur P_2 et P_3 observées ici.

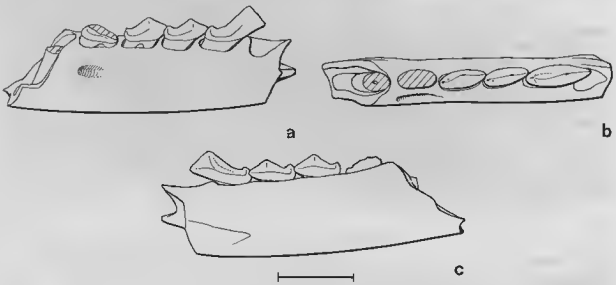

FIG. 17. — *Saturninia mamertensis* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6043 : fragment d'hémimandibule droite, alv. I_1-I_3, P_4 ; C-P_2, fragment de P_3 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

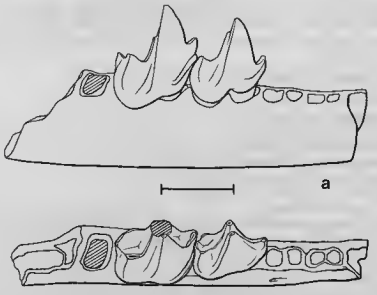

FIG. 18. — *Saturninia mamertensis* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6033 : fragment d'hémimandibule droite, alv. P_1-P_3, M_2 ; P_4-M_1 en place. Type. a : vue labiale ; b : vue occlusale. × 20.

Source : MNHN, Paris

P_4.

Cette prémolaire montre la même morphologie générale que celle observée chez *S. gracilis*. Le paraconide forme une cuspide acérée, en position basse, bien détachée vers l'avant. Le cingulum antéro-labial est distinct, rejoignant le paraconide, ou manque. Le métaconide peut se trouver sur le même plan transversal que le protoconide, ou décalé en arrière par rapport à ce dernier. La crête oblique est ascendante vers le sommet du métaconide. Le talonide, plus large basalement que le trigonide, a un bassin très étroit. Ses trois cuspides sont bien différenciées, l'hypoconide plus rapproché que l'entoconide de l'hypoconulide médian.

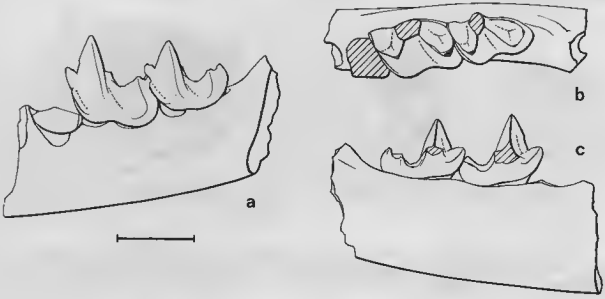

FIG. 19. — *Saturninia mamertensis* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6040 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. M_1; M_2-M_3 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

M_1, M_2.

Ces molaires sont morphologiquement semblables à celles de *S. gracilis*. Leur aspect apparaît plus élancé en vue latérale, du fait du redressement plus marqué du protoconide. Trigonide et talonide ont sensiblement la même largeur basale. Le cingulum antéro-labial, toujours net, montre une épaisseur variable. Le paraconide est variable comme chez *S. gracilis* : généralement en forme de coin pyramidal, il peut apparaître pratiquement crestiforme. La crête oblique est le plus souvent nettement ascendante vers le sommet du métaconide. Les cuspides du talonide ont une importance relative variable : quelquefois l'hypoconide, l'hypoconulide médian et l'entoconide sont semblablement différenciés et élevés. Sur certains spécimens, l'hypoconulide est le plus net. L'entoconide peut également être faible, voire indistinct. Le cingulum postéro-labial se trouve très réduit, ou manque complètement.

M_3.

Quelques M_3 fragmentaires sont utilisables, laissant mieux observer le talonide. Celui-ci possède un bassin étroit, obliquement allongé, pointu en arrière du fait de la saillie de l'hypoconulide médian. L'hypoconide, toujours net, se trouve plus proche de ce dernier que l'entoconide, lui-même net ou indistinct.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 20-23).

De même que les dents inférieures, les dents jugales supérieures de cette petite espèce ressemblent assez étroitement à celles de *S. gracilis*.

P^4.

Un seul spécimen, endommagé (RBN 6069), permet l'observation de cette dent. Le métacône se différencie parfaitement. La préprotocrista porte un paraconule léger mais net. A en juger d'après

Source : MNHN, Paris

l'extension transversale de sa cassure, le talon devait être relativement petit. Il existe un léger précingulum.

M^1, M^2.

Sur ces molaires, la région du parastyle a un développement variable, pouvant ou non former une saillie antérieure anguleuse ou arrondie. Le paracône et le métacône peuvent être moins profondément séparés que chez *S. gracilis*, et leurs crêtes médiales se rejoignent dans un plan vertical. Le paraconule apparaît toujours net sur les spécimens étudiés, mais le métaconule manque. Le talon, d'importance moyenne, porte un hypocône plutôt faible, le précingulum est soit absent, soit faiblement développé.

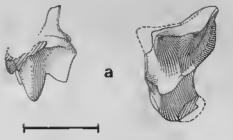

FIG. 20. — *Saturninia mamertensis* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6069 : P^4 gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale. × 20.

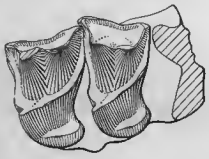

FIG. 21. — *Saturninia mamertensis* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6053 : fragment de maxillaire gauche, M^1-M^2 en place. Vue occlusale. × 20.

M^3.

Sur les deux spécimens considérés, la crête du paracône au parastyle se montre nettement marquée. Le métacône, réduit, reste nettement différencié. Le paraconule est net ou indistinct ; le métaconide manque. Aucun précingulum ni postcingulum ne sont observés.

FIG. 22. — *Saturninia mamertensis* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6073 : M^1 ou M^2 gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 23. — *Saturninia mamertensis* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6059 : M^2 droite. Vue occlusale. × 20.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 24-25).

Parmi les spécimens de nyctithériidés provenant du gisement de La Livinière 2 (cf. Hartenberger, Sigé, Sudre 1968), dont l'âge est bien antérieur à celui de Robiac, une P^4 gauche de petites dimensions (LIV 11) peut faire l'objet d'une comparaison intéressante avec la P^4 de *S. mamertensis*. Les dimensions des deux dents sont semblablement faibles. Sur la P^4 de La Livinière, le métacône, bien que différencié, n'est séparé du paracône que par une faible échancrure. Le paraconule est pratiquement indistinct, et le talon ne montre qu'une faible extension longitudinale et transversale, sans hypocône nettement distinct. Ces caractères sont proches de ceux observés sur la P^4 de *S. mamertensis*. Étant donné la paucité de l'échantillon, l'attribution à cette dernière espèce doit s'accompagner d'une certaine réserve.

Source : MNHN, Paris

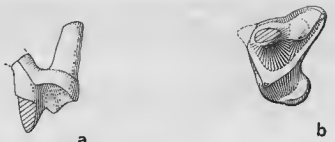

FIG. 24. — *Saturninia mamertensis* n. sp. ; La Livinière 2, LIV 11 : P⁴ gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale. × 20.

Du Bretou, gisement dont la faune, la plus ancienne connue à ce jour dans le Quercy, présente de nettes affinités bartoniennes (cf. Hartenberger, Sigé, Sudre 1974), un seul spécimen peut être dubitativement attribué à *S. mamertensis*. Il s'agit d'un fragment postérieur d'hémimandibule droite portant des restes de M_2 et M_3 (BRE 1-633). La morphologie de la branche montante correspond à celle décrite chez *S. gracilis*. Les dimensions générales paraissent légèrement plus faibles ; le processus coronoïde semble moins développé à son sommet que chez l'espèce-type (cf. Fig. 2) ; le processus angulaire se montre par contre moins gracile à son origine. La détermination de l'espèce *S. mamertensis* au Bretou demande à être contrôlée sur la base d'un matériel supplémentaire.

FIG. 25. — *Saturninia mamertensis* n. sp. ; Le Bretou, BRE1.633 : fragment d'hémimandibule droite, fragments de M_2-M_3. a : vue labiale ; b : vue linguale. × 10.

MENSURATIONS : cf. Tableaux 12-14, p. 119-121.

DISCUSSION.

Du fait de ses faibles dimensions et de certains caractères morphologiques, comme l'absence de métaconule, la verticalité des crêtes médiales des paracône et métacône, la variabilité du précingulum, la position relativement reculée du foramen mentonnier, *Saturninia mamertensis* n. sp. présente une ressemblance étroite avec *Saturninia gracilis*.

Les différences entre les deux formes résident dans la taille faiblement inférieure de l'espèce bartonienne (Fig. 26), l'indentation moins marquée chez elle entre paracône et métacône, le bassin relativement plus étroit du talonide de P_4 et de M_3, la canine inférieure plus importante par rapport aux prémolaires antérieures, la tendance ascendante semble-t-il plus généralisée de la crête oblique des dents jugales inférieures, ainsi que dans la variabilité de position relative des protoconide et métaconide de P_4.

L'échantillon disponible pour *Saturninia mamertensis* ne permet pas encore d'apprécier si la variabilité morphologique est aussi ample chez cette espèce que chez *Saturninia gracilis*.

Source : MNHN, Paris

Mais, dans l'état actuel de la documentation, la petite forme de Robiac fournit, seule parmi toutes les lignées bartoniennes connues, l'image assez satisfaisante d'un stade ancestral de l'espèce ludienne *S. gracilis*. De sorte que la filifition *S. mamertensis* n. sp. — *S. gracilis* semble pouvoir être retenue à titre hypothétique.

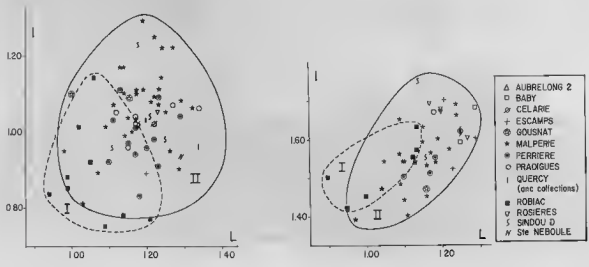

FIG. 26. — Diagrammes de dispersion des dimensions (Longueur-largeur des M_1 et $_2$ (a) et M^1 et ^{2} (b) de *Saturninia mamertensis* n. sp. (I) et de *Saturninia gracilis* STEHLIN (II) de différents gisements.

Saturninia grisollensis n. sp.
(Fig. 27-36).

? *p.p. Saturninia* sp. 2 *in* Sudre 1969 (p. 108-109);
? *p.p. Saturninia* sp. II (Robiac) *in* Garimond, Remy, Sudre 1975.

DIAGNOSE : *Saturninia* de petite taille. Molaires inférieures à crête oblique généralement ascendante et en relief sur la paroi postérieure du trigonide, hypoconulide médian ou submédian, bourrelet postéro-labial habituellement absent. Molaires supérieures à tendance dilambdodonte dominante, paraconule et métaconule nets, et généralement sans précingulum.

TYPE : (GL) GRI 373, fragment d'hémimandibule gauche portant P_1 endommagée, P_4-P_3.

GISEMENT-TYPE : Grisolles, Aisne.

AUTRES GISEMENTS : Robiac?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Eocène supérieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : cf. mensurations (Tableaux 15-18, p. 121-124).

OBSERVATIONS.

Le matériel consiste en nombreuses dents isolées, auxquelles s'ajoutent quelques rangées inférieures partielles.

Sur l'os dentaire, le foramen mentonnier s'ouvre dans une position qui semble légèrement antérieure à celle observée chez *Saturninia gracilis*. Le foramen semble ici plus souvent situé au niveau de la racine antérieure de P_3.

Source : MNHN, Paris

Rangée dentaire inférieure (Fig. 27-31).

L'incisive I_2 est présente sur le spécimen GRI 632. La morphologie de cette dent a été décrite à propos de l'espèce génotypique *S. gracilis* (cf. p. 23). On ne peut observer en place d'autres éléments antérieurs à P_1.

D'après le fragment qui subsiste sur le type GRI 373, la P_1 ne diffère pas sensiblement de celle de *S. gracilis*. Il s'agit d'une petite dent, uniradiculée et implantée quelque peu obliquement, dont la couronne allongée possède une crête longitudinale et un rebord postérieur portant une cuspule.

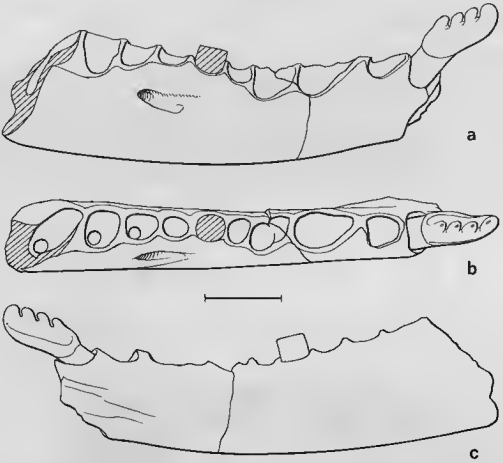

FIG. 27. — *Saturninia grisollensis* n. sp. ; Grisolles, GRI 632 : fragment d'hémimandibule droite, alv. I_1, I_2-P_4 ; I_2 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

P_2, biradiculée, présente la morphologie observée sur l'espèce génotypique. Le petit rebord antéro-lingual est faiblement ou nettement distinct.

P_3, semblable à P_2, a une hauteur faiblement moindre.

P_4.

La dernière prémolaire a pour principale caractéristique, par référence à *S. gracilis*, de posséder un bassin talonidien bien différencié et cuspidé, relativement long, et en général plus largement ouvert. La variabilité du paraconide rappelle celle observée chez l'espèce-type. Le cingulum antéro-externe apparaît plus léger que chez cette dernière, voire infime. Le métaconide peut se trouver transversalement aligné avec le protoconide ou légèrement décalé en arrière. La crête oblique est généralement en relief jusqu'au sommet du métaconide. L'hypoconulide occupe une position médiane ou quelque peu rapprochée de l'hypoconide.

Source : MNHN, Paris

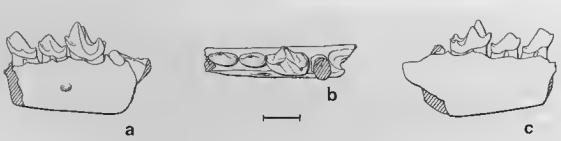

FIG. 28. — *Saturninia grivollensis* n. sp. ; Grisolles, GRI 452 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. M_1 ; P_2-P_4 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 10.

M_1, M_2.

Ces molaires ressemblent par leur structure générale et leur aspect à celles de *S. gracilis*. Comme sur celles-ci, le paraconide fait preuve d'une forte variabilité : il apparaît plus ou moins volumineux, plus ou moins acéré, tantôt sub-pyramidal à section triangulaire, mais aussi fréquemment pincé antéro-postérieurement, jusqu'à prendre un aspect laminaire. L'ensemble du trigonide peut être quelque peu pincé. La crête oblique du talonide reste très généralement en saillie sur la paroi postérieure du trigonide. Sur quelques spécimens cependant, cette paroi reste plane. L'hypoconulide, toujours nettement différencié, occupe une position médiane ou, assez fréquemment, déplacé vers le côté lingual. Le cingulum antéro-externe toujours distinct peut se montrer faible. Le cingulum postéro-labial est indifférencié ou infime, rarement net.

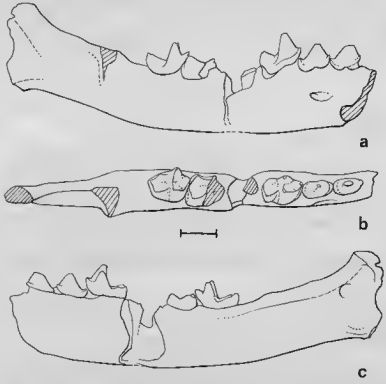

FIG. 29. — *Saturninia grivollensis* n. sp. ; Grisolles, GRI 117 : fragment d'hémimandibule droite, alv. M_1 ; P_2-P_4, fragment de M_2, M_3 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 10.

M_3.

La dernière molaire possède comme chez *S. gracilis* les mêmes proportions particulières qui la distinguent de M_1 et M_2. Le trigonide peut se montrer plus ou moins resserré antéro-postérieurement.

Source : MNHN, Paris

Le paraconide est variable comme sur les molaires antérieures. La crête oblique semble en général moins nettement accentuée que sur ces dernières. L'hypoconulide, plus souvent médian que rapproché de l'entoconide, fait nettement saillie vers l'arrière. Les crêtes qui le relient à l'entoconide et l'hypoconulide ont un contour variablement échancré. Le cingulum antéro-externe est net, quelquefois léger. Le cingulum postéro-externe n'est pas différencié.

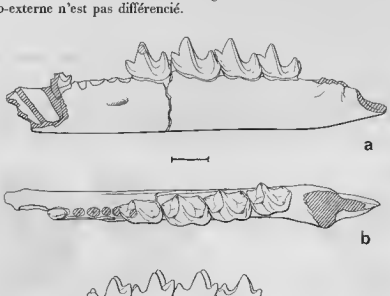

FIG. 30. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Grisolles, GRI 373 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. P_2-P_3, fragment de P_1, P_4-M_3 en place. Type. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 10.

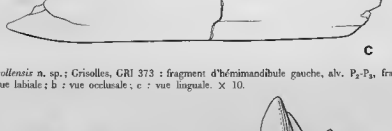

FIG. 31. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Grisolles, GRI 625 : M_1 ou $_2$ gauche. a : vue occlusale ; b : vue labiale. × 20.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 32-35).

Aucun élement antérieur à P^4 n'est représenté dans le matériel étudié.

P^4.

Cette dent présente la même structure que la P^4 de *S. gracilis*. Le parastyle, vigoureusement saillant en avant, épais et anguleux, apparaît nettement ou fortement cuspidé. Sur aucun des spécimens observés il n'est relié au paracône par une crête. L'indentation entre paracône et métacône est assez large et profonde. Les crêtes médiales de ces cuspides, généralement verticales, peuvent avoir une direction quelque peu labiale, et à leur point de réunion se forme parfois un léger renflement, ébauche de mésostyle. Sur la préprotocrista le paraconule est bien différencié. Le talon, semblable à celui des M^1 et M^2 ou légèrement plus petit, porte un hypocône net.

Source : MNHN, Paris

M^1, M^2.

Ces molaires supérieures ont une morphologie proche de celles des M^1 et M^3 de *S. gracilis*. Cependant, dans la population de Crisolles, le morphotype le plus commun correspond à un morphotype extrême de *S. gracilis*. Le bord labial des molaires antérieures de *S. grisollensis* est faiblement échancré, et pourvu d'un léger rebord. Les crêtes médiales des cuspides externes ont très généralement une direction labiale, et restent rarement dans le plan longitudinal vertical. Le parastyle, plus ou moins nettement formé et cuspidé, fait généralement peu saillie vers l'avant. La crête paracône-parastyle, fréquemment peu visible en vue occlusale du fait de sa forte composante verticale, peut aussi ne pas être différenciée. Les deux conules sont constants, le plus souvent forts. Une crête nette joint le métaconule à la base du métacône. Le talon, variablement large et long, quelquefois très arrondi en forme de lobe, porte un hypocône toujours net, quelquefois assez fort. La crête issue de l'hypocône et bordant le talon peut dans quelques cas ménager un large rebord postérieur. Le précingulum, *généralement absent ou rudimentaire*, est cependant net, voire cuspidé sur quelques spécimens.

FIG. 32. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Crisolles, CRI 665 : P^4 droite. Vue occlusale. × 20.

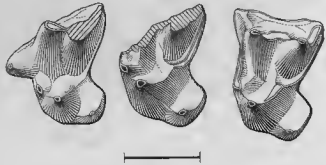

FIG. 33. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Crisolles, CRI 456 : P^4, M^1, M^2 gauches trouvées ensemble. Vues occlusales. × 20.

M^3.

Un seul exemplaire de M^3, très usé, est utilisable (CRI 240). Sa morphologie s'identifie au type général observé sur les M^3 de *S. gracilis*. Ici cependant, comme sur les M^1 et M^2 de *S. grisollensis*, les crêtes médiales des paracône et métacône se rejoignent vers l'extérieur. D'autre part, le paraconule et le métaconule, bien qu'assez effacés par l'usure sur le spécimen, sont différenciés. La dent porte une ébauche de précingulum, mais aucun talon même rudimentaire n'est observable.

FIG. 34. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Crisolles, CRI 162 : M^1 ou ^{2} gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 35. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Crisolles, CRI 240 : M^3 gauche. Vue occlusale. × 20.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 36).

La description de l'espèce *Saturninia grisollensis* n. sp. repose sur un échantillon assez riche provenant du gisement bartonien de Crisolles. Parmi les restes de nyctithériidés de Robiac, d'âge peu

Source : MNHN, Paris

différent, deux spécimens sont susceptibles d'appartenir à cette espèce. L'un (RBN 6037) consiste en un fragment de rangée inférieure gauche comportant M_1-M_3, l'autre (RBN 6045) en une M_3 droite sur un morceau d'hémimandibule. Les dimensions de ces éléments, supérieures à celles relevées pour la petite forme de Robiac *S. mamertensis*, correspondent davantage à celles de la petite espèce de Grisolles. Sur les deux spécimens considérés, les molaires présentent une légère tendance au rapprochement de l'hypoconulide et de l'entoconide, caractère rencontré chez *S. grisollensis*. Le trigonide a en outre un profil plus redressé sur les dents de Robiac. Il semble donc nécessaire d'assortir de quelque réserve l'attribution de ces spécimens à *S. grisollensis*.

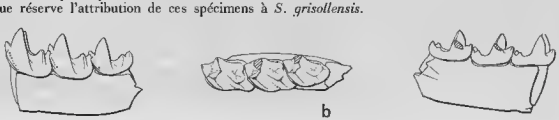

FIG. 36. — *Saturninia grisollensis* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6037 : fragment d'hémimandibule gauche, M_1-M_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 10.

L'espèce n'est pas représentée avec certitude dans le matériel jusqu'ici réuni pour les niveaux postérieurs à celui de Grisolles. Par contre une forme de l'Oligocène inférieur, *S. tobieni* n. sp., de plus grandes dimensions que *S. grisollensis*, fournit l'image assez satisfaisante d'un éventuel descendant de ce dernier.

MENSURATIONS : cf. Tableaux 15-18, p. 121-124.

DISCUSSION.

Dès le niveau bartonien où elle est connue, l'espèce *S. grisollensis* présente des dimensions tendant à excéder légèrement celles de l'espèce-type *S. gracilis* des gisements ludiens. En outre, bien que l'on doive faire la part de la variabilité individuelle, assez grande de part et d'autre, des différences morphologiques assez nombreuses se manifestent entre les deux espèces, que l'on peut ici récapituler.

Sur la P_4 de *S. grisollensis*, le bassin du talonide apparaît plus largement ouvert, et les cuspides postéro-linguales toujours bien différenciées. Le métaconide occupe par rapport au protoconide une position plus variable que chez *S. gracilis*. La crête oblique reste plus fréquemment en relief sur la paroi postérieure du trigonide. Le cingulum antéro-externe se montre généralement plus faible. Sur les M_1 et M_2, la crête oblique forme — plus nettement et plus fréquemment que chez *S. gracilis* — un relief sur la paroi postérieure du trigonide; l'hypoconulide se trouve assez souvent rapproché de l'entoconide, alors qu'il est plus généralement médian chez *S. gracilis*. Le bourrelet antéro-externe, et surtout le bourrelet postéro-externe, ont nettement moins d'importance que chez l'espèce-type.

La P^4 de *S. grisollensis* possède un métacône habituellement mieux différencié que la P^4 de *S. gracilis*, et un paraconule semble-t-il plus constant et plus fort. Les M^1, M^2 et M^3 de Grisolles ont, le plus souvent, les crêtes médiales des paracône et métacône dirigées vers l'extérieur, alors qu'elles restent dans un plan vertical chez *S. gracilis*. De plus, ces molaires comportent habituellement un paraconule *et* un métaconule, ce dernier réuni à la base du métacône par une crête nette. Le métaconule et sa crête restent plus souvent indistincts dans la lignée de *S. gracilis*. Ces différences apparaissent clairement si l'on dispose d'échantillons assez abondants. En effet, la variabilité individuelle semble telle, pour les molaires supérieures notamment, que des spécimens de morphotype « *grisollensis* » se rencontrent quelquefois au sein de l'espèce *gracilis*, et réciproquement.

En raison de la proximité des dimensions des deux espèces, l'hypothèse d'une filiation *S. grisollensis* — *S. gracilis* doit être considérée : l'accroissement de taille dans la lignée peut avoir été nul, voire négatif, et le métaconule avoir manifesté une tendance à la disparition. Mais il paraît impro-

Source : MNHN, Paris

bable que la relative dilambdodontie réalisée chez *S. grisollensis*, caractère évolué, se soit pratiquement effacée au cours de l'évolution ultérieure de la lignée. Pour cette raison, la filiation envisagée ne constitue pas une hypothèse satisfaisante. Elle l'est d'autant moins si l'on doit imaginer, en considération des fossiles de Neustadt, que la lignée ait pu réacquérir un métaconule et la tendance dilambdodonte à l'Oligocène inférieur.

L'absence de représentants de la lignée de *Saturninia grisollensis* au sein des faunes de l'Eocène terminal (Ludien inférieur des auteurs) a quelque chose d'intrigant. Pour cette raison, on peut se demander si les rares spécimens de morphotype « *grisollensis* » rencontrés au sein de certaines populations de *S. gracilis* n'appartiendraient pas en réalité à *S. grisollensis*. Cette hypothèse semble cependant peu fondée. Les spécimens considérés s'intègrent parfaitement, par leurs dimensions, aux populations de *S. gracilis* de même provenance. Dans le cas de Baby, les restes de *Saturninia* sont rares, et sur deux molaires supérieures semblables par les dimensions, l'une présente le type « *gracilis* », l'autre le type « *grisollensis* ». En fait, ce doute relatif à l'homogénéité de *S. gracilis* paraît levé grâce à l'identification, dans la faune d'Escamps, d'un représentant précoce de *S. tobieni* de Neustadt, espèce vraisemblablement reliée à *S. grisollensis*.

Saturninia tobieni n. sp.
(Fig. 37-39).

Saturninia cf. *gracilis in* Tobien 1971 ;

Saturninia indet. 2 (Escamps) *in* de Bonis *et al.* 1973.

DIAGNOSE : *Saturninia* de dimensions moyennes. Molaires inférieures à crête oblique ascendante, hypoconulide sub-médian ou sub-lingual, sans bourrelet postéro-labial marqué. Molaires supérieures à tendance dilambdodonte, à paraconule et métaconule nets, et sans précingulum.

TYPE : Ns 139, M^1 ou M^2 g. (Fig. 9 *in* Tobien 1971, pl. 2).

GISEMENT-TYPE : Neustadt, Nordhessen (Allemagne).

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Oligocène inférieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (Allemagne, France?).

MATÉRIEL TYPE et MATÉRIEL RAPPORTÉ : Cf. liste *in* Tobien *op. cit.*, p. 16-26.

Provenant de deux sites fossilifères de l'Oligocène inférieur d'Allemagne, Neustadt et Nordshausen (Hesse), d'un âge estimé plus récent que le classique niveau de Montmartre, et antérieur à la Grande Coupure de Stehlin (cf. Tobien 1972, p. 33), une intéressante collection de *Saturninia* a fait l'objet d'une récente étude de Tobien (1971).

La description, la figuration et les mensurations données par cet auteur restituent clairement les caractères généraux et particuliers de ce *Saturninia*.

Les fossiles de Neustadt ont déjà été mentionnés ici, et leur attribution par Tobien à la lignée de *S. gracilis* a fait l'objet d'une discussion détaillée (cf. *ante*, p. 24). Les mêmes arguments invoqués en défaveur d'une telle identification (notamment la relative dilambdodontie et la présence constante d'un métaconule sur les molaires supérieures, l'importance du prolongement ascendant de la crête oblique sur les molaires inférieures) plaident de façon nette pour un rattachement de cette forme à la lignée de *Saturninia grisollensis*. La molaire inférieure figurée par Tobien (*op. cit.*, pl. 3, fig. 13 a) présente en outre le caractère assez fréquemment relevé chez *S. grisollensis*, quoique non généralisé, d'un léger déplacement de l'hypoconulide vers le côté lingual.

Cependant les dimensions de la forme d'Allemagne, déjà nettement supérieures à celles du *Saturninia gracilis* ludien, apparaissent également assez grandes par rapport à celles du *Saturninia grisollensis* bartonien (Fig. 40). Pour cette raison principale, impliquant une évolution par accroissement de taille, l'espèce de Neustadt semble pouvoir et devoir être distinguée de l'espèce de Grisolles.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 37-39).

Une molaire supérieure, M^1 ou M^2 droite (ECA 18), recueillie parmi les restes de nyctithériidés d'Escamps (Oligocène inférieur, niveau de Montmartre) possède les mêmes caractéristiques morphologiques et des dimensions légèrement inférieures à celles des dents homologues de *S. tobieni*. Outre sa nette dilambdodontie, un trait intéressant de la molaire d'Escamps, commun avec les M^1 ou M^2 et M^3 représentées par Tobien, paraît être la nette absence de précingulum, assez générale également chez *S. grisollensis*. Une attribution de ce fossile d'Escamps à *S. tobieni* peut donc être envisagée, sous réserve de confirmation par l'apport de documents complémentaires. Une P_4 gauche (COA 1-003) et une M_1 ou $_2$ droite (COA 1-002), provenant de Coânac 1, remplissage approximativement contemporain de celui d'Escamps, ont des dimensions compatibles avec celles du spécimen considéré ci-dessus, et des traits morphologiques rappelant ceux de *S. tobieni* (importance de la crête oblique ascendante, relative réduction du talonide de P_4, léger déplacement de l'hypoconulide en direction linguale sur la molaire). Ces fossiles peuvent recevoir la même détermination sous réserves que le spécimen ECA 18.

FIG. 37. — *Saturninia tobieni* n. sp. (?) ; Escamps, ECA 18 : M^1 ou ^{2} droite. Vue occlusale. × 20.

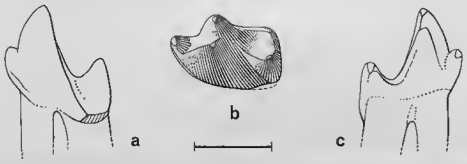

FIG. 38. — *Saturninia tobieni* n. sp. (?) ; Coânac 1, COA1.003 : P_4 gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

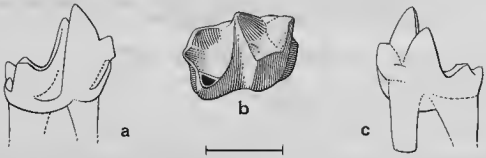

FIG. 39. — *Saturninia tobieni* n. sp. (?) ; Coânac 1, COA1.002 : M_1 ou $_2$ droite. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Source : MNHN, Paris

L'espèce *S. tobieni* serait ainsi représentée dès le niveau d'Escamps, quelque peu antérieur à celui du Melanienton de Hesse septentrionale d'où provient le matériel-type. Mais la lacune d'information reste assez importante entre l'horizon bartonien supérieur qui a livré la forme ancestrale *S. grisollensis*, et l'horizon ludien supérieur recélant *S. tobieni*. Les prochaines récoltes permettront peut-être de préciser l'extension respective des deux espèces.

MENSURATIONS : cf. Tableau 19, p. 124.

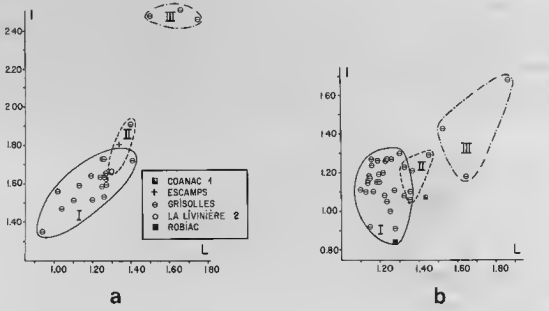

FIG. 40. — Diagrammes de dispersion des dimensions (Longueur-largeur) des M^1 et ^{2} (a) et M_1 et $_2$ (b) des trois espèces de *Saturninia* de Grisolles (I : *S. grisollensis* n. sp.; II : *S. intermedia* n. sp.; III : *S. grandis* n. sp.) et de (?) *S. tobieni* n. sp. d'Escamps et Coiriac 1.

Saturninia hartenbergeri[5] n. sp.
(Fig. 41-54).

Saturninia sp. 1 *in* Sudre 1969 (p. 108-109);

Saturninia sp. 3 *in* Hartenberger, Sigé, Sudre 1968 (p. 22);

p.p. Saturninia sp. I (Robiac) *in* Garimond, Remy, Sudre 1975.

DIAGNOSE : *Saturninia* de dimensions moyennes. P3 inférieures et supérieures conservant éventuellement des caractères vestigiaux. Molaires inférieures à trigonide redressé, crête oblique ascendante à relief adouci, hypoconulide médian, bourrelet postéro-labial non différencié. Molaires supérieures non dilambdodontes, à paraconule et métaconule nets, précingulum constant et généralement fort.

TYPE : RBS 130, fragment d'hémimandibule droite portant C, P_2-M_3.

GISEMENT-TYPE : Robiac (Robiac-Sud), Gard.

AUTRES GISEMENTS : Robiac-Nord, La Livinière 2.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Bartonien.

5. Espèce nommée en l'honneur de M. J.-L. Hartenberger, qui recueillit par lavage-tamisage la majorité des micromammifères de Robiac, notamment le type de cette espèce.

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : cf. mensurations (Tableaux 20-23, p. 125-128).

OBSERVATIONS.

La documentation pour cette espèce compte surtout des dents isolées, fréquemment endommagées, et quelques fragments de rangées dentaires. Les dimensions dépassent nettement celles des espèces considérées jusqu'ici (*S. gracilis*, *S. mamertensis*, *S. grisollensis*), mais ne sont pas les plus fortes observées au sein du genre.

Sur le dentaire le foramen mentonnier s'ouvre comme chez l'espèce-type au niveau de la racine postérieure de P_3.

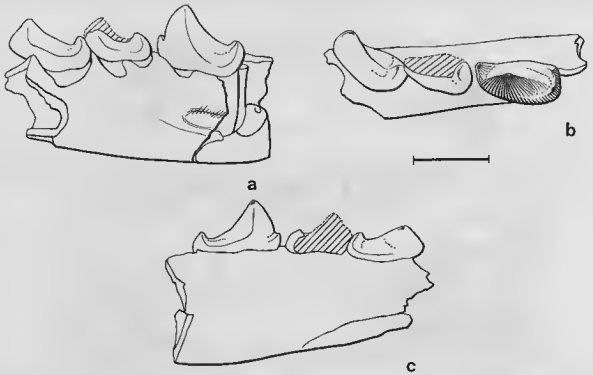

FIG. 41. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac-Sud, RBS 121 : fragment d'hémimandibule gauche, P_1-P_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Rangée dentaire inférieure (Fig. 41-43).

Tous les éléments de la rangée sont représentés à l'exception des incisives.

La canine montre exactement la morphologie et les proportions observées chez *S. gracilis*.

Il en va de même pour P_1, uniradiculée, et dont le rebord postérieur à contour arrondi porte une cuspule bien distincte.

Sur P_2 et P_3, pourvues typiquement de deux racines, la petite saillie antéro-linguale est généralement nette, ainsi que la cuspule sur le rebord postérieur. Ce dernier se prolonge sur le bord lingual, rejoignant éventuellement la saillie antéro-linguale. P_3, légèrement plus courte et plus basse que P_2, semble toutefois plus épaisse. Sur le spécimen RBS 121, la P_3 est particulièrement intéressante : la saillie antéro-linguale, bien différenciée, revêt l'apparence d'un paraconide rudimentaire; sur le rebord postérieur, développé, la cuspule que rejoint la principale crête de la dent occupe une position labiale, et évoque de façon nette un petit hypoconide. Cette structure semble vestigiale, et pourrait indiquer que chez une forme ancestrale du genre *Saturninia*, plus ou moins éloignée chronologiquement, la P_3 possédait une morphologie sub-molariforme. Cette observation en rejoint une autre à propos de la P^3

Source : MNHN, Paris

de la même espèce, et constitue un élément de discussion important quant aux origines du genre et du groupe.

La P_4 présente la morphologie observée chez l'espèce-type. La largeur du talonide atteint ou dépasse celle du trigonide. Le paraconide est très variable, parfois très réduit, et le métaconide se situe sur le même plan transversal que le protoconide, ou quelquefois en arrière. La crête oblique ne se prolonge habituellement pas sur la paroi postérieure du trigonide. Une cannelure d'usure, plus ou moins longue, due à la face linguale du paracône de P^4, existe fréquemment à la base de l'indentation séparant le protoconide et l'hypoconide. Le bassin du talonide est inégalement ouvert, mais nettement plus étroit que celui des molaires. Des cuspides postérieures, la seule parfois indistincte est l'entoconide. L'hypoconide peut se trouver plus proche que ce dernier de l'hypoconulide médian. Le bourrelet antéro-externe est inégalement long et large, et le bourrelet postéro-externe ne se différencie pas.

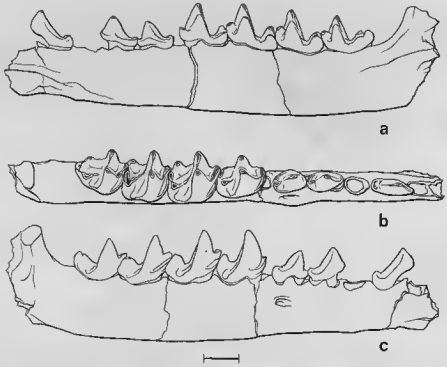

FIG. 42. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac-Sud, RBS 130 : fragment d'hémimandibule droite, alv. I_1-I_2, P_4; C, P_2-M_2 en place. Type. a : vue linguale; b : vue occlusale; c : vue labiale. × 10.

FIG. 43. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6028 : DP_4 gauche. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Trois spécimens (RBN 6023, 6028, 6047) montrent un paraconide peu développé, en position bien antérieure comme celui des P_4, un métaconide légèrement décalé en arrière, une crête oblique nettement ascendante vers ce dernier, et un bassin du talonide relativement large. Il s'agit de molaires inférieures lactéales (DP_4).

Source : MNHN, Paris

Sur les M_1 et M_2, le paraconide apparaît fréquemment pincé ou laminaire. Le trigonide de M_2 est sensiblement plus court que celui de M_1. La crête oblique peut faire saillie sur la paroi du trigonide, mais ce relief est alors relativement adouci. Sur le talonide, aussi large basalement que le trigonide, les cuspides sont toujours nettement ou fortement différenciées. L'hypoconulide occupe une position médiane. Le bourrelet antéro-externe est variable, mais toujours présent. Le bourrelet postéro-externe n'est pas différencié.

Semblablement aux M_2 des autres espèces, la M_2 de *S. hartenbergeri* se caractérise par ses proportions : sa moindre hauteur, sa plus grande étroitesse d'ensemble, la plus grande étroitesse et la plus grande longueur relatives du talonide. Le trigonide est pincé comme celui de M_2, le bourrelet antéro-externe net, et plus ou moins développé. La crête oblique ne s'élève pas sur la paroi postérieure du trigonide. L'hypoconulide médian forme un lobe nettement saillant vers l'arrière.

FIG. 44. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac, UM 3016 : P^3 droite sur fragment de maxillaire. Vue occlusale. × 20.

FIG. 45. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6054 : P^3 gauche. Vue occlusale. × 20.

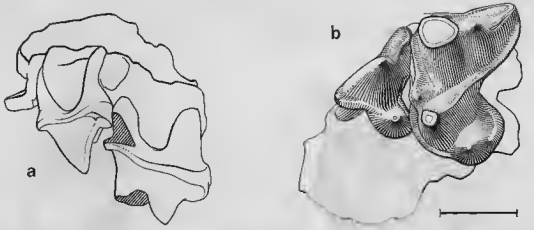

FIG. 46. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; Robiac-Nord, RBN 6060 : P^3-P^4 gauches sur fragment de maxillaire. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 44-50).

Les éléments antérieurs à P^3 ne sont pas représentés.

P^3.

Cette dent fait preuve d'une forte variabilité dans sa morphologie et ses proportions. Si l'on ne disposait pas, pour une autre espèce reliée à *S. hartenbergeri*, d'un échantillon montrant des types intermédiaires, on pourrait être tenté d'attribuer les rares spécimens de Robiac à trois formes différentes.

Une P^3 sur un fragment de maxillaire, à côté de P^4 (RBN 6060), montre une cuspide principale forte et conique. En avant de celle-ci, du côté externe, un rebord saillant porte une petite cuspule. Le lobe lingual, quoique simple, est nettement cuspidé. La crête postérieure de la cuspide principale, après

Source : MNHN, Paris

une échancrure, rejoint le sommet d'une cuspide postéro-externe relativement forte. Sur un autre spécimen de Robiac (UM 3016), dont la partie postérieure manque, le rebord antérieur est plus développé. La région linguale forme un large massif cuspidé, semblable à un protocône accompagné d'un talon rudimentaire. Un autre spécimen enfin (RBN 6054), triradiculé comme les précédents, comporte une forte cuspide principale et trois lobes simples, un antérieur, un lingual, le seul pourvu d'une petite cuspide, et un postérieur où aboutit la crête de la cuspide principale.

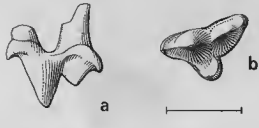

FIG. 47. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp. : Robiac-Nord, RBN 6019 : DP^3 gauche. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

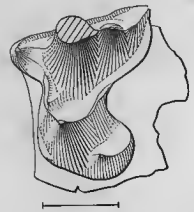

FIG. 48. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6064 : P^4 gauche. Vue occlusale. × 20.

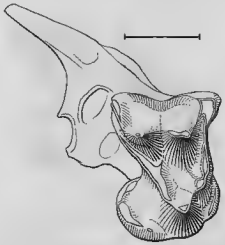

FIG. 49. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6062 : M^2 droite sur fragment de maxillaire. Vue occlusale. × 20.

FIG. 50. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp. ; Robiac-Nord, RBN 6066 : M^3 gauche. Vue occlusale, × 20.

DP^3 ?

Le spécimen RBN 6019 possède une morphologie rappelant celle du spécimen RBN 6060. La saillie antéro-externe est toutefois plus forte, et le lobe lingual très réduit. En arrière de la cuspide principale se différencie nettement une autre cuspide, moins élevée, dont la crête postérieure acérée forme l'extrémité postérieure de la couronne. Cette dent, d'aspect plus gracile que les autres P^3, pourrait être interprétée comme une DP^3. Elle évoque une dent identifiée de la même façon, rapportée par Clemens (1973, p. 21, fig. 11 c-d) au proteuthérien *Gypsonictops hypoconus*.

P^4.

Sur la prémolaire postérieure, très semblable à celle des autres espèces du genre, le parastyle, cuspidé ou non, est généralement anguleux, assez fortement saillant vers l'avant. Une crête légère le

Source : MNHN, Paris

relie éventuellement au fort hypocône. Le métacône est bien différencié. La crête métastylaire s'allonge très variablement en direction postéro-labiale. Un rebord net ou faible longe labialement la couronne. Le paraconule semble pratiquement constant, et le métaconule manque. La postprotocrista est inégalement distincte suivant les spécimens. Le précingulum net, parfois cuspidé, peut s'étendre sur le flanc lingual du protocône et même rejoindre le talon. Celui-ci, réduit par rapport à celui des molaires, forme habituellement un lobe arrondi, avec un hypocône toujours net.

FIG. 51. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; La Livinière 2, LIV 12 : DP_4 droite. Vue occlusale. × 20.

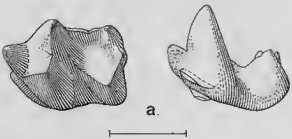

FIG. 52. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; La Livinière 2, LIV 13 : M_1 ou $_2$ gauche. a : vue occlusale; b : vue labiale. × 20.

M^1, M^2.

Ces molaires ont un bord labial inégalement échancré, pourvu d'un rebord cingulaire marqué ou léger. Le paracône et le métacône, coniques, n'ont pas de crêtes médiales prononcées. Le parastyle, rarement cuspidé, fait ou non saillie vers l'avant. La crête le reliant au paracône est absente ou légère. Le paraconule et le métaconule, ce dernier relié à la base du métacône, se différencient toujours nettement. Le précingulum, constant, plus ou moins développé, forme parfois une petite cuspule. Le talon, d'extension longitudinale et transversale variable, parfois pourvu d'un fort rebord postérieur, porte un hypocône bien constitué.

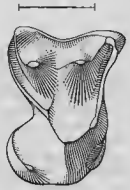

FIG. 53. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; La Livinière 2, LIV 16 : M^1 ou ^{2} droite. Vue occlusale. × 20.

FIG. 54. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.; La Livinière 2, LIV 17 : M^3 droite. Vue occlusale. × 20.

M^3.

Comme chez les autres *Saturninia*, cette dent possède un lobe parastylaire développé, dirigé davantage vers le dehors que vers l'avant. Ce lobe peut porter une cuspide et une crête généralement peu marquée rejoignant le paracône. Les cuspides principales n'ont pas de crêtes médiales nettement distinctes. Le métacône, bien que réduit, peut se montrer élancé. Le précingulum et le paraconule sont nets; le métaconule semble absent. En guise de talon, la M^3 comporte un rebord postéro-lingual plus ou moins épais, parfois pourvu d'un rudiment d'hypocône. Le spécimen RBN 6066 montre une forte crête, atypique, reliant le protocône au paracône.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 51-54).

Parmi les restes de nyctithériidés obtenus du gisement de La Livinière 2, d'âge bartonien antérieur à celui de Robiac, quelques dents isolées assez bien conservées paraissent représenter un stade ancien de l'espèce *S. hartenbergeri* de Robiac.

Il s'agit d'une M^3 ou M^2 droite un peu usée (LIV 16), d'une M^3 droite (LIV 17), d'une M^3 gauche (LIV 18), de deux M_1 ou M_2 gauches (LIV 10, LIV 13), et d'une DP_4 droite (LIV 12).

Ces dents ont des dimensions très proches de celles relevées dans la population typique de *S. hartenbergeri*, et leur morphologie correspond assez précisément à celle décrite pour les éléments homologues de cette dernière. Les deux spécimens de M^3 témoignent d'une certaine variabilité : l'une montre un net paraconule, un léger métaconule et un rebord postéro-lingual bien développé ; l'autre, plus grêle, dépourvue de métaconule, a un paraconule et un rebord postéro-lingual plus faibles. Les paraconides des deux molaires inférieures sont relativement élevées et laminaires, et le trigonide a un profil redressé comme chez *S. hartenbergeri* typique.

Pour autant que soit fondée l'attribution de ce faible matériel de La Livinière 2 à l'espèce *S. hartenbergeri*, celui-ci tendrait à exprimer une certaine stabilité des dimensions et de la morphologie dentaire de cette espèce pendant la période bartonienne délimitée par les faunes de La Livinière 2 et de Robiac. Certains caractères primitifs, comme la présence d'un métaconule sur M^3, peuvent se manifester seulement chez la forme ancienne.

MENSURATIONS : cf. Tableaux 20-23, p. 125-128.

DISCUSSION.

Par ses dimensions relativement fortes, l'espèce *S. hartenbergeri* s'individualise assez nettement au sein des espèces bartoniennes. En regard des *Saturninia* considérés jusqu'ici, sa morphologie dentaire paraît caractérisée par un certain conservatisme. Les molaires supérieures (M^1 et M^2) possèdent deux conules, alors que le métaconule s'efface dans la lignée de *S. mamertensis* et *S. gracilis*, et ne montrent aucunement la tendance dilambdodonte observée dans la lignée de *S. grisollensis* et *S. tobieni*. Sur les molaires inférieures, l'hypoconulide conserve la position médiane primitive dans le groupe, et ne se rapproche pas du bord lingual comme cela a lieu fréquemment chez *S. grisollensis*. Le seul trait évolué paraît être l'atténuation du relief formé par la crête oblique sur la paroi postérieure du trigonide.

On peut observer sur certains spécimens de P3 inférieure et supérieure des caractères intéressants, vraisemblablement vestigiaux et reflétant une structure ancestrale. Il semble en effet que ces prémolaires, chez un ascendant de *Saturninia*, aient possédé une morphologie sub-molariforme, alors qu'elles sont plus simples et tendent encore à se simplifier chez les espèces de la transition Eocène-Oligocène. Ces éléments apportent un fort soutien à l'argumentation récemment développée par Clemens (1973, p. 37-38). Ce dernier auteur tend en effet à enraciner les érinacéomorphes archaïques (adapisoricidés, nyctithériidés) dans un groupe ancien, attribué aux leptictidés, celui du genre *Gypsonictops*. Chez cet animal bien représenté dans le Crétacé supérieur nord-américain (cf. Clemens, *op. cit.*), les P3 inférieure et supérieure ont une structure relativement complexe se rapprochant de celle des P4, qui sont fonctionnellement des molaires. Cette question sera reconsidérée ultérieurement (p. 73).

Le prolongement de la lignée de *S. hartenbergeri* paraît assuré par une forme relativement abondante dans les niveaux plus récents : *Saturninia beata* (CROCHET).

Saturninia beata (CROCHET, 1974).
(Fig. 55-67).

? Insectivorum gen. et sp. indet *in* Tobien 1971 ;
Gryptotopos beatus in Crochet 1974 (p. 127) ;
? *p.p. Saturninia* sp. I (Fons 1, Fons 4) *in* Garimond, Remy, Sudre 1975.

Source : MNHN, Paris

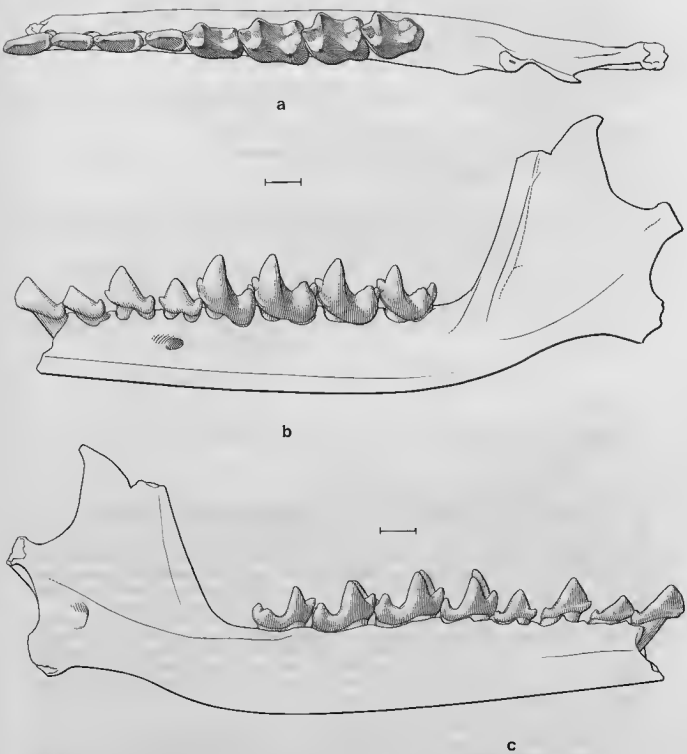

FIG. 55. — *Saturninia beata* (CROCHET); Perrière, PRR 64 : hémimandibule gauche, C-M_3 en place. a : vue occlusale; b : vue labiale; c : vue linguale. × 10.

Source : MNHN, Paris

DIAGNOSE ÉMENDÉE : *Saturninia* de grande taille. Molaires inférieures à crête oblique ascendante en relief adouci, hypoconulide médian, bourrelet postéro-labial absent. Molaires supérieures non dilambdodontes, à paraconule et métaconule bien différenciés et fort précingulum.

TYPE : MMn I.5, fragment d'hémimandibule gauche portant P_3-M_2 et un fragment de P_2, des phosphorites du Quercy (anciennes collections), fig. 8 *in* Crochet *op. cit.*

GISEMENT-TYPE : inconnu.

AUTRES GISEMENTS : Le Bretou, Fons 1?, Fons 4?, La Bouffie, Malpérié, Perrière, Aubrelong 2, Gousnat, Neustadt?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Bartonien terminal, Oligocène inférieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France, Allemagne?).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : cf. mensurations (Tableaux 24-28, p. 129-134.

OBSERVATIONS.

L'important matériel désormais rapporté à cette espèce permet de compléter et préciser la description initiale due à Crochet (*op. cit.*). Pour l'essentiel en ce qui concerne l'os dentaire et la rangée inférieure, c'est à cette dernière qu'il conviendra de se référer.

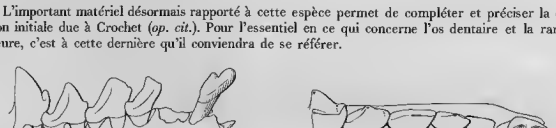

FIG. 56. — *Saturninia beata* (CROCHET); Perrière, PRR 8 : partie antérieure d'hémimandibule droite, alv. I_1-I_2, C; I_3, P_3-P_4 visibles. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 10.

Dentaire (Fig. 55-56).

La branche montante comporte un processus coronoïde élevé. La fosse massétérique, plus ou moins profonde suivant les individus, peut être très évasée du côté inférieur. La crête du col du condyle est généralement douce. Le processus angulaire, non observé en entier, a une assez grande largeur à son origine. Sur plusieurs spécimens, il porte du côté lingual une carène longitudinale éventuellement forte (MRP 120), développée perpendiculairement au plan de l'apophyse. Le foramen du canal dentaire occupe une position reculée, entre l'extrémité postérieure de la crête du col et l'origine du processus angulaire.

La branche horizontale peut garder une assez grande hauteur jusqu'à la région antérieure, ou bien avoir sa hauteur nettement et progressivement réduite vers l'avant dès le niveau de P_4. Le maximum de hauteur est réalisé variablement dans le secteur des dents jugales, le plus fréquemment sous M_1-M_2. Le foramen mentonnier s'ouvre comme chez les autres espèces au niveau de la racine postérieure de P_3, mais on peut l'observer plus en avant ou plus en arrière. La région symphysaire peut s'étendre obliquement vers l'arrière jusqu'au niveau de P_1.

Rangée dentaire inférieure (Fig. 55-58).

La dernière incisive, la canine et la P_1 sont représentées dans le nouveau matériel.

I_3, implantée obliquement, a sa couronne projetée en avant, mince antérieurement, s'élargissant en arrière. La crête longitudinale forme des dentelures : une antérieure assez grande, de profil arrondi, et une autre plus petite en arrière de la première, mais n'occupant pas une position complètement pos-

Source : MNHN, Paris

térieure sur la dent. Le flanc labial est régulièrement convexe et un rebord arrondi longe le bord lingual. Cette dent diffère du type de I_3 plus dentelé, observé chez *S. gracilis*.

La canine, plus forte que la P_1, est implantée obliquement. Sa morphologie correspond tout à fait à celle décrite chez l'espèce-type. La cuspule postérieure est nettement différenciée.

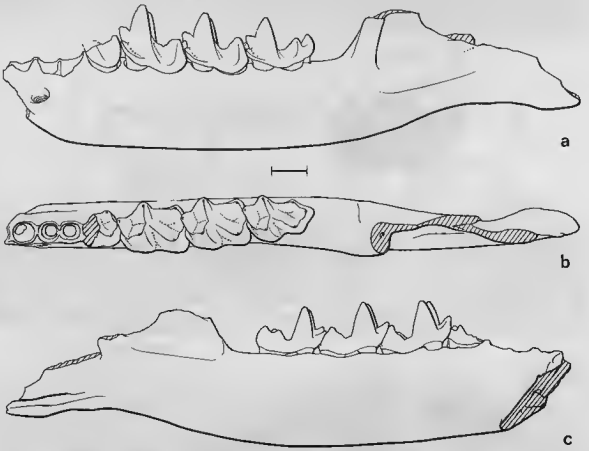

FIG. 57. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Malpérié, MPR 120 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. P_3-P_4 ; fragment de P_4, M_1-M_2 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 10.

La première prémolaire, uniradiculée, implantée obliquement dans le dentaire, présente comme chez les autres *Saturninia* le même type morphologique que la canine. Sa couronne est toutefois légèrement plus courte et plus basse.

Les nouveaux spécimens de P_2 et de P_3 correspondent bien à la description faite par Crochet (*op. cit.*), et par ailleurs ne diffèrent nullement des P_2 et P_3 des autres espèces. La saillie antéro-linguale peut être faible, mais la cuspule postérieure reste toujours nette. P_3 apparaît le plus souvent légèrement plus courte et moins élevée que P_2.

La P_4 fait preuve d'une assez grande variabilité. Son paraconide parfois très réduit peut se confondre avec l'extrémité du bourrelet antéro-externe. Plus souvent bien différencié, ou même élancé, il est soit conique, soit pyramidal à section triangulaire, soit pincé ou crestiforme. Le bourrelet antéro-externe est net, léger, ou absent. Le métaconide se trouve le plus souvent sur le même plan transversal que le protoconide, quelquefois reculé par rapport à ce dernier. Le talonide, plus large basalement que le trigonide, a un bassin variablement accusé, fréquemment étroit ; la crête oblique forme rarement un relief ascendant vers le sommet du métaconide. L'hypoconulide, le plus souvent médian, parfois rapproché de l'hypoconide, peut être moins distinct que les autres cuspides postérieures, voire absent. Le bourrelet postéro-externe ne se différencie pas.

Source : MNHN, Paris

DP_4.

Quatre spécimens assez semblables (BFI 1013, MPR 150, MPR 153, PRR 49), caractérisés par un trigonide de P_4 et un talonide de molaire, sont identifiables comme des dents lactéales postérieures. Elles ont un paraconide bas et très antérieur, mais bien différencié, un léger bourrelet antéro-externe, un métaconide plus ou moins décalé vers l'arrière par rapport au protoconide, une crête oblique nettement saillante sur la paroi postérieure du trigonide, un large bassin talonidien, des cuspides postérieures fortes, et un hypoconulide médian.

FIG. 58. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Malpérié, MPR 150 : DP_4 gauche. Vue occlusale. × 20.

M_1, M_2.

Ces molaires ont un paraconide très variable dans sa forme et son importance, fréquemment pincé, plus ou moins épais à sa base et étendu transversalement, quelquefois laminaire. L'ensemble du trigonide est relativement resserré antéro-postérieurement, plus fortement sur M_2. La paroi postérieure du métaconide a une section renflée en arrière, donnant lieu à un relief vertical, assez doux, auquel se combine le prolongement rarement accentué de la crête oblique. Les cuspides postérieures sont toujours nettes ou même fortes ; l'hypoconulide médian, légèrement saillant en arrière, apparaît quelquefois légèrement incliné dans cette direction. Le bourrelet antéro-externe est toujours net, souvent assez large et long. Le bourrelet postéro-externe n'est jamais différencié.

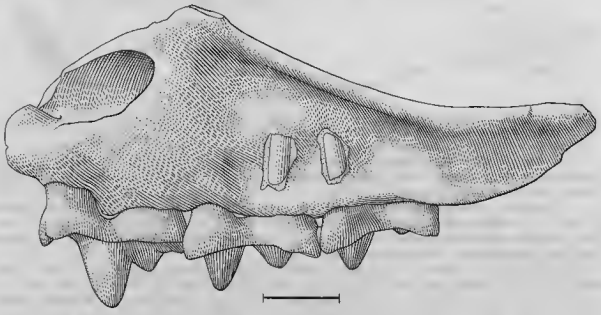

FIG. 59. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Perrière, PRR 20 : fragment de maxillaire gauche, P^4-M^2 en place. Vue labiale. × 20.

M_3.

La molaire postérieure présente chez *S. beata* les mêmes proportions particulières que chez les autres espèces de *Saturninia*. Le trigonide est nettement resserré antéro-postérieurement, et le talo-

Source : MNHN, Paris

nide long et étroit. Le paraconide, variable comme sur les molaires antérieures, apparaît fréquemment pincé ou laminaire. La paroi postérieure du métaconide peut faire saillie comme sur M_1 et M_2, mais la crête oblique n'a pas forcément de prolongement ascendant différencié. Le talonide a un bassin étroit, parfois légèrement courbé vers l'extérieur, et trois cuspides postérieures bien formées. L'hypoconulide, médian, exceptionnellement déplacé du côté lingual, forme un lobe plus ou moins épais et plus ou moins long, saillant en arrière. Le profil postérieur de cette cuspide réalise assez souvent une sorte de carène. Le bourrelet antéro-externe est présent et variable comme sur M_1 et M_2.

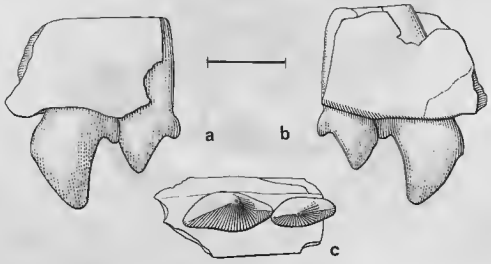

FIG. 60. — *Saturninia beata* (CROCHET); Gousnat, COU 34 : fragment de maxillaire gauche, C-P^3 (?) en place. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue occlusale. × 20.

Maxillaire (Fig. 59).

Une partie de la région maxillaire peut être observée grâce au spécimen PRR 20. La morphologie est très semblable à celle décrite chez l'espèce-type *S. gracilis* (cf. *ante*, p. 15). La mince crête constituant le bord antéro-inférieur de l'orbite se prolonge vers l'arrière le long de l'arc zygomatique. Celui-ci, bien que cassé sur le fossile, semble avoir été complet. A son origine, le processus zygomatique du maxillaire fait fortement saillie vers l'extérieur. Le canal infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de la P^4 par un large foramen. Un petit conduit semblable à celui signalé chez *S. gracilis*, débouche dans la paroi interne du foramen infra-orbitaire.

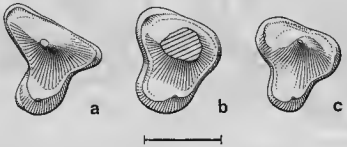

FIG. 61. — *Saturninia beata* (CROCHET); P^3 gauches : a. Malpérié, MPR 167 ; b : Malpérié, MPR 170 ; c : Le Bretou, BRE2.632. Vues occlusales. × 20.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 60-65).

Dents antérieures.

De Gousnat, où l'espèce *S. beata* est représentée par des dents jugales, provient un fragment osseux portant deux dents successives du type décrit par Stehlin et par Tobien (cf. *ante*, p. 19). La

Source : MNHN, Paris

couronne comporte une pointe principale haute, laminaire, légèrement recourbée en arrière, suivie par une petite cuspide postérieure. Les racines uniques de ces dents sont hautes et fortes comme celles des exemplaires de La Débruge et de Neustadt. La dent antérieure est nettement plus grande que la postérieure. Elle était précédée par une autre dent, dont l'alvéole reste partiellement visible.

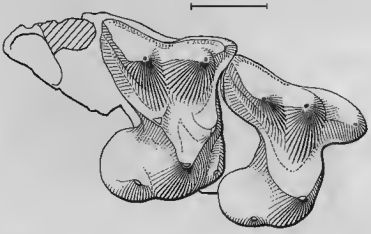

FIG. 62. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Perrière, PRR 14 : fragment de maxillaire droit, P^4-M^1 en place. Vue occlusale. × 20.

FIG. 63. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Perrière, PRR 20 : fragment de maxillaire gauche, alv. M^3 ; P^4-M^2 en place. Vue occlusale. × 20.

Les dimensions relativement grandes de ces dents s'accordent avec celles des dents jugales de l'espèce *S. beata*, et paraissent trop importantes en comparaison de la taille des dents jugales de *S. gracilis*, espèce également présente dans la faune de Cousnat.

Si le spécimen GOU 34 représente un fragment de prémaxillaire, les dents en place seraient I^2

Source : MNHN, Paris

et I^3, I^1 ayant pu montrer une importance comparable à celle de I^2, ou même plus grande. Mais un certain écartement entre la première dent observable et celle qui la précédait, et d'autre part la paroi externe de l'os, très haute et verticale, pourraient faire interpréter ce spécimen comme un fragment antérieur de maxillaire, portant C et P^1.

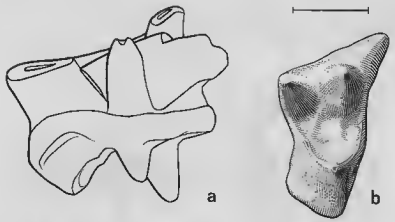

FIG. 64. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Perrière, PRR 10 : M^3 droite. a : vue postérieure ; b : vue occlusale. × 20.

Dans tous les cas, on doit constater que les dents isolées identifiées jusqu'ici comme des I^1 n'ont pas forcément cette place dans la rangée supérieure de *Saturninia*, et que leur morphologie coronaire s'apparente au type généralisé observé chez les plus anciens érinacéomorphes, comme *Leptacodon tener* du Paléocène supérieur d'Amérique du Nord, figuré par McKenna 1968.

FIG. 65. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; Malpérié, MPR 110 : M^3 gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 66. — *Saturninia beata* (CROCHET) ; La Bouffie, BFI 66 : P^4 droite. Vue occlusale. × 20.

P^3.

Plusieurs exemplaires de cette prémolaire témoignent d'une forte variabilité, qui ne s'étend cependant pas jusqu'à un morphotype aussi primitif que celui rencontré chez *S. hartenbergeri*. La dent est triradiculée, et sa couronne comporte une grande cuspide unique, dont la crête principale est postérieure. Le rebord antérieur a un contour simple et arrondi, ou anguleux et saillant en avant. Le lobe lingual plus ou moins large, arrondi, porte une cuspide d'importance variable, éventuellement forte, et pourvue d'un talon rudimentaire. La région postérieure, où aboutit la crête principale, peut avoir un contour largement arrondi, ou une forme anguleuse, parfois très étirée vers l'arrière, s'accompagnant d'une faible cuspule.

Source : MNHN, Paris

P^4.

La prémolaire postérieure a le type morphologique généralement observé chez *Saturninia*. Son parastyle est souvent fort : épais, long, et anguleux, pourvu d'une cuspule à son extrémité. Une crête légère peut le relier à la base du paracône. Le métacône se détache du paracône plus ou moins nettement et à une hauteur variable : son épaisseur est nettement réduite par rapport à celle de la puissante cuspide antérieure. La crête du métastyle est rectiligne, quelquefois coudée vers le dehors. Le paraconule, habituellement net et petit, peut manquer. En général le métaconule ne se différencie pas. Un léger précingulum existe, et le talon, de forme arrondie, d'extension assez variable, porte un hypocône net.

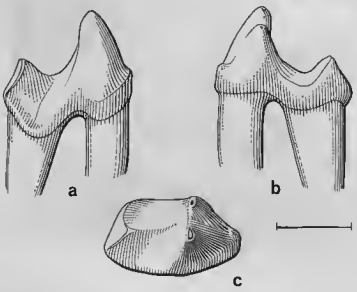

FIG. 67. — *Saturninia beata* (CROCHET); Fons 1, F1.313 : P_4 droite usée. a : vue labiale; b : vue linguale; c : vue occlusale. × 20.

M^1, M^2.

Ces dents ont la morphologie typique des molaires supérieures de *Saturninia*. Leur bord labial est variablement échancré — plus nettement sur M^2 — et longé par un fin rebord. Le paracône et le métacône, ce dernier plus petit et moins épais, ont une allure conique nette, sans aucune ébauche de dilambdodontie : leurs crêtes médiales, peu accentuées, restent dans le plan vertical. Le parastyle forme ordinairement une saillie antérieure plus ou moins épaisse et longue, anguleuse, quelquefois pourvue d'une cuspule. La crête de liaison avec le paracône est rarement nette. La crête métastylaire apparaît inégalement longue et incurvée vers l'extérieur. Le paraconule est constant, fréquemment fort, le métaconule moins accusé mais rarement indistinct, relié par une petite crête à la base du métacône. Le précingulum court, large, souvent fortement épaissi, porte habituellement une cuspide. Le protocône montre parfois un net pincement antéro-postérieur. Le talon arrondi a une extension longitudinale et transversale variable, un rebord postérieur léger ou épais, et un hypocône toujours net, plus ou moins développé.

M^3.

Sur la dernière molaire, le parastyle forme un lobe étroit, allongé, orienté vers l'avant et le dehors, peu ou non cuspidé. La crête le reliant au paracône se différencie faiblement. Les cuspides externes, coniques, ont les proportions typiques qu'elles présentent sur les M^3 des *Saturninia*. Bien que réduit, le métacône apparaît toujours bien formé, parfois acéré. Sa crête médiale et celle du paracône, peu marquées, se rejoignent dans le plan vertical. Le paraconule est net ou peu distinct, le métaconule manque habituellement. Le précingulum, moins fort que sur M^1 et M^2, paraît constant, ainsi qu'un rebord postérieur plus ou moins large et long, parfois pourvu d'un hypocône.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 66-67).

L'espèce *Saturninia beata* est représentée par un matériel assez abondant dans les gisements de Perrière et Malpérié, par des documents nettement moins nombreux mais suffisamment expressifs dans les localités du Bretou, Aubrelong 2, et Gousnat, ainsi que par quelques pièces des anciennes collections du Quercy sans provenance précise connue, dont le type (cf. Crochet, *op. cit.*).

Les nyctithères n'abondent pas dans la curieuse faune de La Bouffie (phosphorites du Quercy), que l'on peut rapprocher par son âge de celle de Fons 4. De La Bouffie provient une P^4 droite isolée (BFI 1011), dont les dimensions et la structure d'ensemble s'accordent avec celles de *S. beata*. Quelques aspects de détail de cette dent paraissent originaux : le paraconule n'est pratiquement pas différencié, et le précingulum se prolonge sur le bord lingual du protocône, rejoignant ainsi le rebord du talon postéro-lingual. Ce dernier trait est rencontré chez *S. hartenbergeri*. Un seul autre spécimen de même provenance, une DP_4 droite, ressemble aux autres DP_4 de *S. beata*, et tend à confirmer la présence de l'espèce dans la faune de La Bouffie.

Un spécimen de P_4 du gisement de Fons 1 (F1-313) témoigne d'une usure prononcée. Cependant les dimensions générales de cette dent, les proportions des différentes parties, et ce qui reste discernable de la morphologie correspondent aux caractères habituels sur la P_4 de *S. beata*. La réduction de l'échantillon à cette P_4 aux structures effacées implique une réserve dans la détermination spécifique.

Parmi les rares restes d'insectivores fournis par la localité plus récente de Fons 4 se trouve un fragment d'hémimandibule droite (F4-57) portant M_2 et M_3 très endommagées et effacées. L'ordre de grandeur apparent de ce spécimen serait compatible avec celui de l'espèce *S. beata*. Parmi les caractères encore observables, l'allongement relatif du talonide de M_3 et l'absence de bourrelet postéro-externe sur M_2 orientent provisoirement la détermination vers cette espèce.

La M^3 Ns 152 de Neustadt (Oligocène inférieur d'Allemagne) décrite et figurée par Tobien (1971, p. 22-24, pl. 3, fig. 16) sous le nom *Insectivorum* gen. et sp. indet., présente plusieurs caractères pourvus d'intérêt : les crêtes médiales des cuspides externes sont peu distinctes et restent dans un plan vertical ; le lobe parastylaire ne comporte ni cuspule ni crête de liaison avec le paracône ; le paraconule et le métaconule sont différenciés — le second assez faiblement — de même qu'un précingulum cuspidé. Le rebord postéro-lingual, assez développé, porte un net hypocône. Ces éléments morphologiques correspondent assez précisément à ceux relevés sur les M^3 de *S. beata*. D'autre part, les dimensions de cette dent de Neustadt sont relativement fortes (L : 1,45 ; l : 2,3), faiblement supérieures à celles rencontrées chez cette dernière espèce.

Tobien (*loc. cit.*) invoque cependant plusieurs arguments à l'encontre d'une attribution de cette M^3 de Neustadt au genre *Saturninia* (classé par lui dans les Soricoidea), et en faveur d'affinités érinacéoïdes de ce fossile : l'absence de dilambdodontie, l'absence de crête paracône-parastyle, la présence d'un hypocône, la forme de tubercule de ce dernier, et le développement d'un précingulum.

La nouvelle documentation présentée ici pour l'ensemble des *Saturninia*, et notamment pour l'espèce-type *S. gracilis*, montre en fait que ces caractères ne sont pas exclusifs de *Saturninia*, et que ce dernier genre est vraisemblablement lui-même un érinacéoïde. Deux lignées seulement de *Saturninia* semblent présenter une relative tendance dilambdodonte : celle de *S. gracilis*, d'une façon occasionnelle, et celle de *S. grisollensis* — *S. tobieni*, d'une façon plus nette et généralisée. La crête paracône — parastyle peut manquer chez la plupart des espèces. Un hypocône d'importance variable se rencontre éventuellement sur la M^3 de plusieurs *Saturninia*, et le précingulum, lui aussi variable, parfois cuspidé, est relativement fréquent dans différentes lignées.

S'agissant d'un insectivore non-dilambdodonte d'un tel ordre de grandeur, paléogène moyen et européen, l'hypothèse pourrait être faite d'une appartenance de la M^3 de Neustadt à *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL. Mais de nouveaux documents font désormais connaître les caractères de la denture jugale de cette dernière forme (cf. p. 80), et permettent d'éliminer cette éventualité.

L'attribution du spécimen Ns 152 de Neustadt à *Saturninia beata* peut donc être proposée, avec une réserve de principe en raison de la paucité de l'échantillon.

D'après l'évidence actuelle, l'espèce *S. beata* est représentée depuis le niveau de la faune du Bretou, d'affinités bartoniennes (cf. Hartenberger, Sigé, Sudre 1974), jusqu'à celui de la faune de

Source : MNHN, Paris

Neustadt, approximativement contemporaine de celle de Frohnstetten, c'est-à-dire immédiatement antérieure à la Grande Coupure faunistique de l'Oligocène inférieur.

MENSURATIONS : cf. Tableaux 24-28, p. 129-134).

OISCUSSION.

L'espèce dont la description vient d'être complétée présente un grand nombre de points communs avec les autres formes attribuées au genre *Saturninia*, notamment avec l'espèce-type *S. gracilis*, jusqu'ici la mieux connue.

On peut citer comme éléments de ressemblance :

- la morphologie de la mandibule, ainsi que celle du maxillaire dans la région orbitaire antéro-inférieure ;
- la formule dentaire (à l'exclusion du secteur antéro-supérieur encore trop mal connu) ;
- la formule radiculaire des prémolaires inférieures et supérieures ;
- les proportions des différents éléments au sein des rangées dentaires ;
- la structure et les proportions internes des différentes dents.

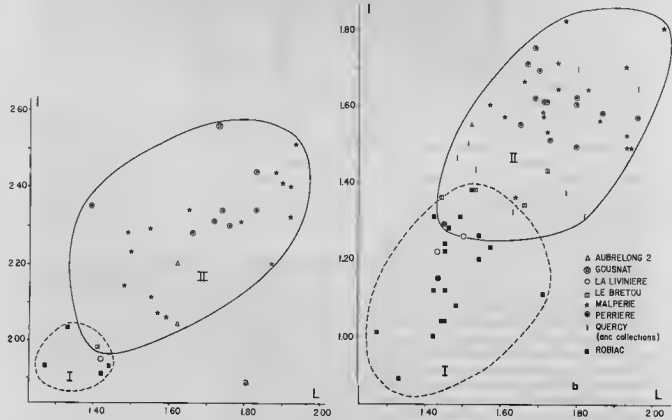

FIG. 68. — Diagrammes de dispersion des dimensions (Longueur-largeur) des M^1 et ^{2} (a) et M_1 et $_2$ (b) de *Saturninia hartenbergeri* n. sp. (I) et de *Saturninia beata* (CROCHET) (II) de différents gisements.

Les différences entre *Saturninia beata* et *Saturninia gracilis* résident essentiellement dans :

- les dimensions nettement plus fortes de *S. beata* ;
- la présence chez cette espèce d'un net métaconule sur M^1 et M^2 ;
- la plus nette et constante importance du précingulum chez la même espèce ;
- la moindre importance chez *S. beata* du prolongement ascendant de la crête oblique ;

Source : MNHN, Paris

- la moindre variabilité dans la position des cuspides postérieures sur les molaires inférieures de cette espèce ;
- l'absence sur les mêmes dents de bourrelet postéro-externe ;
- les proportions de la canine inférieure, excédant peut-être celles de P_1 chez *S. beata*, semblables à celles-ci chez *S. gracilis* ;
- la crénelure plus réduite de l_3 chez *S. beata*.

On voit qu'il ne s'agit jamais là de différences fondamentales ni très tranchées ; les deux plus nettes sont relatives aux dimensions et au développement du métaconule. La tendance dilambdodonte observée dans la lignée de *S. grisollensis* — *S. tobieni* paraît chargée d'un sens évolutif plus manifeste, et traduit une séparation *plus importante entre cette dernière* et celle de *S. gracilis*. Mais cette tendance et les autres particularités de *S. grisollensis* et *S. tobieni*, pas davantage que les caractéristiques de la forme signalée par Crochet sous le nom de *Cryptotopos*, ne paraissent nécessiter une distinction au niveau générique.

La présence d'un métaconule sur les molaires supérieures est le plus net point commun entre *S. beata* et *S. grisollensis*. Ces deux espèces diffèrent par ailleurs assez distinctement, par la tendance dilambdodonte de *S. grisollensis*, l'importance généralement moindre du précingulum chez cette dernière, la plus grande netteté du relief ascendant formé par la crête oblique sur ses molaires inférieures, et la tendance au déplacement de l'hypoconulide vers le côté lingual de ces mêmes dents.

Parmi tous les *Saturninia* étudiés jusqu'ici, l'espèce bartonienne *S. hartenbergeri* est particulièrement intéressante à considérer dans ses rapports avec le *S. beata* plus récent : l'espèce de Robiac a des dimensions légèrement inférieures (Fig. 68) et une morphologie de détail très comparable. Ses molaires supérieures ont des cuspides externes sub-coniques, sans crêtes médiales prononcées, un métaconule à peu près constant, et un précingulum développé, voire cuspidé. Sur les molaires inférieures des deux espèces, le relief ascendant de la crête oblique est rarement accentué, l'hypoconulide reste médian, et le bourrelet postéro-externe ne se différencie pas. La variabilité de P^3, forte chez *S. hartenbergeri*, reste importante chez *S. beata*, et les mêmes morphotypes de cette prémolaire sont réalisés dans les deux espèces, à l'exclusion du plus primitif observé seulement chez l'espèce ancienne.

Outre l'écart léger mais sensible entre leurs dimensions respectives, les deux formes diffèrent par quelques aspects, notamment le profil plus redressé du trigonide des molaires inférieures chez *S. hartenbergeri*, et l'importance plus grande prise par le parastyle des P^4, et à un moindre degré des M^1 et M^2 chez *S. beata*.

Ces éléments pris en compte, il semble possible de considérer *S. hartenbergeri* et *S. beata* comme deux témoins successifs d'une même lignée. Cette hypothèse exige une quantité relativement faible de modifications évolutives : augmentation de taille, inclinaison plus marquée de la paroi postérieure du trigonide, atténuation du relief ascendant formé par la crête oblique, augmentation du parastyle de P^4, M^1 et M^2 et du précingulum des molaires supérieures, tendance accrue à la réduction et à la simplification des P3 supérieure et inférieure. En ce qui concerne l'accroissement de taille, la petite population de *S. beata* du Bretou témoigne d'un stade où l'intervalle de variation inclut encore des dimensions de l'ordre de celles *S. hartenbergeri*.

Saturninia grandis n. sp.
(Fig. 69-77).

DIAGNOSE : *Saturninia* de grandes dimensions. Molaires inférieures à crête oblique non ascendante, hypoconulide sub-médian, bourrelet postéro-labial non différencié. Molaires supérieures non dilambdodontes, à paraconule et métaconule nets, tous deux pourvus de leur crête interne, net précingulum, talon postéro-lingual peu étendu.

TYPE : (CL) CRI 647, M^1 ou M^2 droite.

CISEMENT-TYPE : Grisolles, Aisne.

Source : MNHN, Paris

AUTRES GISEMENTS : Robiac?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Bartonien supérieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : cf. mensurations (Tableau 29, p. 135).

OBSERVATIONS.

Cette forme se distingue sans difficulté, par ses dimensions nettement supérieures à celles des autres *Saturninia*, y compris *S. beata*. Les documents disponibles sont malheureusement peu nombreux.

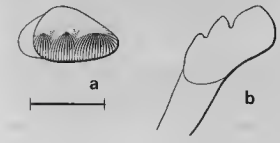

FIG. 69. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 700 : I_2 (?) droite. a : vue occlusale ; b : vue labiale. × 20.

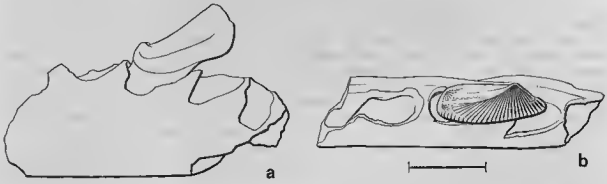

FIG. 70. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 171 : fragment d'hémimandibule droite, alv. I_2-I_3, P_1 ; C en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale. × 20.

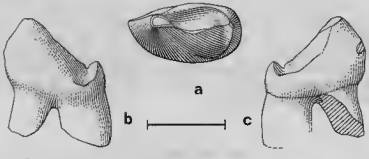

FIG. 71. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 643 : P_2 ou P_3 gauche. a : vue occlusale ; b : vue labiale ; c : vue linguale.

Rangée dentaire inférieure (Fig. 69-74).

Une incisive droite isolée (GRI 700) présente une morphologie voisine de celle des incisives inférieures de *Saturninia* observées jusqu'ici. La couronne se projette en avant, et s'amincit dans cette direction. Le flanc labial est légèrement bombé, le flanc lingual fortement renflé. La crête longitudinale forme trois dentelures, dont la plus haute et la plus longue est l'antérieure, la plus petite la postérieure. Cette dent, bien que légèrement différente des I_2 connues de *S. gracilis* et *S. beata*, par la position et le développement relatif des dentelures, semble identifiable comme une incisive postérieure.

Source : MNHN, Paris

Un fragment antérieur d'hémimandibule droite (GRI 171) portant la canine, montre les trois alvéoles des incisives, tous plus ou moins fortement obliques. La canine ne manifeste aucun développement privilégié ; sa morphologie est simple, identique à celle décrite chez l'espèce-type.

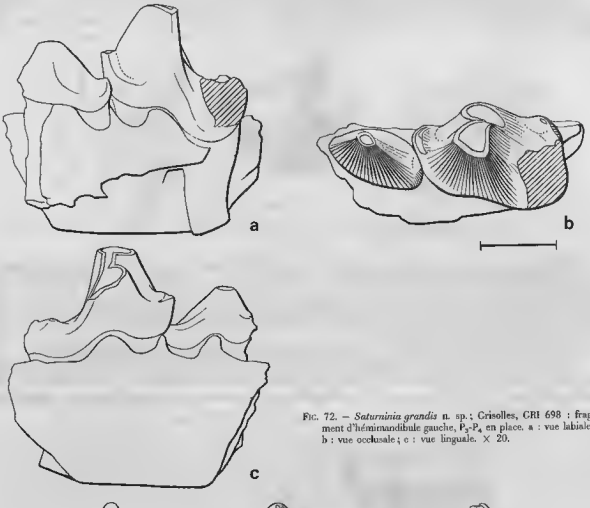

FIG. 72. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 698 : fragment d'hémimandibule gauche, P_3-P_4 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

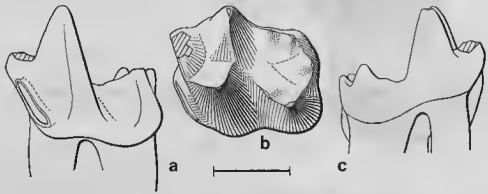

FIG. 73. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 644 : M_1 ou $_2$ gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Un fragment d'hémimandibule gauche (GRI 698) permet d'observer P_3 et P_4 en place. La position du foramen mentonnier n'est pas repérable. La P_3 de ce spécimen et une autre P_2 ou P_3 isolée (CRI 643) ont des couronnes relativement épaisses, morphologiquement semblables à celles des pré-

Source : MNHN, Paris

molaires médianes biradiculées des autres *Saturninia*. La saillie antéro-linguale apparaît très réduite. Le rebord postérieur se différencie plus ou moins nettement, et porte une cuspule que rejoint la crête longitudinale postérieure. Il peut se prolonger vers le haut et l'avant sur le bord lingual.

P_4 possède un léger bourrelet externe, un paraconide bas, peu cuspidé, et un bassin talonidien vraisemblablement étroit et peu distinct. L'entoconide, seule cuspide postérieure conservée, est faiblement développé.

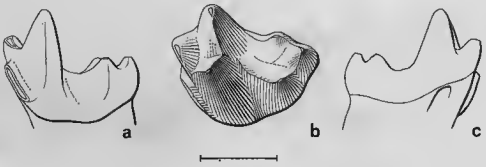

FIG. 74. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 636 : M_3 gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Un spécimen de M_1 ou M_2 gauche (GRI 644), bien conservé, comporte un net bourrelet antéro-externe, un paraconide bas, relativement épais, crestiforme, une paroi postérieure du trigonide plane et redressée, où la crête oblique ne se prolonge pas. Le bassin du talonide est bien formé, avec des cuspides postérieures fortes, un hypoconulide sub-médian légèrement incliné en arrière. Le bourrelet postéro-externe n'est pas différencié.

Deux autres spécimens (GRI 692, GRI 674), plus petits, ont une morphologie identique.

Une M_3 gauche (GRI 636) possède des caractéristiques conformes à celles des M_1-M_2 : net bourrelet antéro-externe, paraconide bas et épais, paroi postérieure du trigonide plane. Le talonide est classiquement étroit et long. L'hypoconulide sub-médian forme un lobe postérieur développé comme chez les autres *Saturninia*.

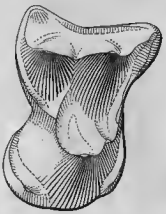

FIG. 75. — *Saturninia grandis* n. sp. ; Grisolles, GRI 647 : M^1 ou ^{2} droite. Type, Vue occlusale. × 20.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 75-76).

Un exemplaire préservé (GRI 647), deux autres spécimens plus ou moins usés, et deux demi-dents permettent d'observer la morphologie des molaires antérieures (M^1-M^2). Ces dents ont un développement transversal important. Leurs conules externes, coniques, possèdent des crêtes médiales peu

Source : MNHN, Paris

accentuées, dans un plan vertical. Le parastyle, plus ou moins saillant en avant, est relié au paracône par une faible crête. Le métastyle crestiforme a une orientation à forte composante transversale. Le paraconule et le métaconule, pouvant conserver chacun leurs crêtes internes, se différencient nettement. Le précingulum, bien formé, peut porter une cuspule. Le talon, sur lequel l'hypocône est normalement développé, peut montrer un contour arrondi, mais semble plus souvent présenter une nette brièveté longitudinale et une assez grande extension transversale.

FIG. 76. — *Saturninia grandis* n. sp.; Grisolles, GRI 629 : M^3 droite. Vue occlusale. × 20.

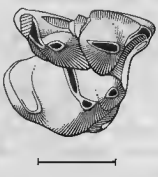

FIG. 77. — *Saturninia grandis* n. sp.; Robiac, UM 3005 : M^1 ou ^{2} droite (endommagée). Vue occlusale. × 20.

La M^3 est représentée par un spécimen droit bien conservé (CRI 629). Sa morphologie correspond typiquement à celle des M^3 de *Saturninia*. Le parastyle forme un lobe développé vers l'extérieur, relié au paracône par une crête. Cette dernière cuspide et le métacône réduit, postéro-externe, ont leurs crêtes médiales dans un plan vertical. Le paraconule est différencié, ainsi que le précingulum. Le métaconule manque. Le talon se réduit à l'état de mince rebord postéro-lingual.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 77).

Une M^1 ou M^2 droite de Robiac (UM 3005), abîmée par un écrasement transversal partiel, laisse cependant observer la plupart de ses éléments morphologiques, et apprécier ses dimensions. Celles-ci sont fortes, nettement supérieures à celle du *S. hartenbergeri* du même gisement, et équivalentes à celles du *S. grandis* de Grisolles. La structure de la couronne ne présente pas de différences significatives avec ce qui est relevé chez cette dernière espèce, sinon un étalement plus important du bord labial, ce qui peut correspondre à un caractère individuel. L'appartenance de ce spécimen à la lignée de *S. grandis* semble très probable.

MENSURATIONS : cf. Tableau 29, p. 135.

DISCUSSION.

L'espèce *Saturninia grandis* est rare à Grisolles, et sa présence discrètement indiquée dans la faune de Robiac. On ne connaît pas de formes plus anciennes ou plus récentes pouvant lui être directement reliées.

Le faible échantillon disponible ne permettant pas d'apprécier l'étendue de la variabilité individuelle, si importante chez ces animaux, il convient d'atténuer la portée des indications de ressemblance ou de différence fournies par les comparaisons.

Les caractères reconnus chez *S. grandis* s'apparenteraient davantage à ceux observés jusqu'ici dans la lignée *S. hartenbergeri* — *S. beata* : les ressemblances tiennent dans l'ordre des dimensions, dans les molaires inférieures sans prolongement accentué de la crête oblique en direction du métaconide, ni bourrelet postéro-externe, et à fort hypoconulide médian, dans les molaires supérieures sans tendance dilambdodonte, et dont les deux conules et le précingulum sont bien développés.

Par rapport aux autres espèces, *S. grandis* manifeste un net accroissement des dimensions, et un

Source : MNHN, Paris

certain conservatisme dans la morphologie des dents jugales, avec un talon postéro-lingual relativement court, et une crête interne du paraconule éventuellement présente.

Saturninia intermedia n. sp.
(Fig. 78-84).

? *Saturninia* sp. 2 *in* Hartenberger, Sigé, Sudre 1968 (p. 22).

DIAGNOSE : *Saturninia* de dimensions moyennes. Molaires inférieures à trigonide assez nettement incliné en avant, crête oblique ascendante et bien en relief, hypoconulide médian, bourrelet postéro-labial bien différencié. Molaires supérieures non dilambdodontes, à conules et précingulum nets.

TYPE : (CL) GRI 633, M_1 ou M_2 gauche.

GISEMENT-TYPE : Grisolles, Aisne.

AUTRES GISEMENTS : La Livinière 2?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Bartonien supérieur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : cf. mensurations (Tableau 30, p. 136).

OBSERVATIONS.

Plusieurs dents isolées de *Saturninia* provenant de Grisolles correspondent à une espèce de dimensions intermédiaires entre celles de *S. grisollensis* et de *S. grandis* du même gisement. Il s'agit surtout de dents jugales inférieures présentant des caractéristiques morphologiques identiques.

FIG. 78. — *Saturninia intermedia* n. sp. ; Grisolles, GRI 55 : P_4 gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 79. — *Saturninia intermedia* n. sp. ; Grisolles, GRI 230 : DP_4 gauche. Vue occlusale. × 20.

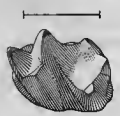

FIG. 80. — *Saturninia intermedia* n. sp. ; Grisolles, GRI 633 : M_1 ou $_2$ gauche. Type. Vue occlusale. × 20.

Un spécimen de P_4 (GRI 55, fig. 78) montre un paraconide bien différencié, tranchant, un métaconide décalé vers l'arrière par rapport au protoconide, une crête oblique à large prolongement ascendant, un bassin du talonide assez ouvert, et des cuspides postérieures nettes, dont un hypoconulide quelque peu rapproché de l'hypoconide.

Une DP_4 (GRI 230, fig. 79) comporte un paraconide en position antérieure, une crête oblique ascendante, et un bassin talonidien ouvert comme celui d'une M_1 ou M_2.

M_1, M_2 (Fig. 80-81).

Différents spécimens de molaires antérieures sont observables. Le paraconide, variable dans son développement, apparaît généralement pincé ; la crête oblique a un large prolongement ascendant ; l'hypoconulide occupe une position médiane ; un bourrelet postéro-externe se différencie plus ou moins nettement. Le trigonide de ces molaires a un profil postérieur assez nettement incliné en avant.

M^1, M^2 (Fig. 82).

Un exemplaire de M^1 ou M^2 (GRI 160) peut être rapporté d'après ses dimensions moyennes aux dents jugales inférieures décrites ci-dessus. Sa morphologie est semblable à celle décrite pour les M^1 et M^2 de la lignée *S. hartenbergeri* — *S. beata*. Le parastyle, relativement peu saillant en avant, porte

Source : MNHN, Paris

une faible cuspule qu'une légère crête relie au paracône. Les deux cuspides externes, élancées, ont leurs crêtes médiales dans le plan vertical. Le paraconule, le métaconule et sa petite crête interne sont bien formés. Le précingulum, épais et court, constitue une petite cuspide en contrebas du protocône. Le talon et l'hypocône sont normalement développés.

M^3 (Fig. 83).

Un fragment antéro-labial de M^3 (GRI 672) peut être rapporté à la même forme de dimensions moyennes. Le parastyle porte une cuspule reliée au paracône. Le métacône est bien différencié, de même que le paraconule.

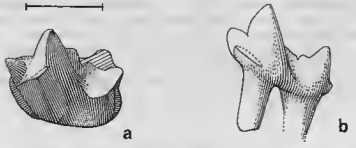

FIG. 81. — *Saturninia intermedia* n. sp.; Grisolles, GRI 676 : M_1 ou $_2$ gauche. a : vue occlusale; b : vue labiale. × 20.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 84).

Parmi les restes de nyctithériidés provenant de La Livinière 2, gisement bartonien plus ancien que Grisolles, une M^1 ou M^2 (LIV 9), dont manque l'émail, semble pouvoir être rapportée à l'espèce *S. intermedia*. La morphologie de cette molaire reste bien lisible, et correspond à celle décrite pour le spécimen GRI 160 de Grisolles. Ses dimensions sont toutefois légèrement inférieures à celles de ce dernier. Il semble prudent d'accompagner d'une réserve l'attribution de cet unique spécimen à *S. intermedia*.

FIG. 82. — *Saturninia intermedia* n. sp.; Grisolles, GRI 160 : M^1 ou ^{2} droite. Vue occlusale. × 20.

FIG. 83. — *Saturninia intermedia* n. sp.; Grisolles, GRI 672 : fragment de M^3 gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 84. — *Saturninia intermedia* n. sp.; La Livinière 2, LIV 9 : M^1 ou ^{2} gauche. Vue occlusale. × 20.

MENSURATIONS : cf. Tableau 30, p. 136.

DISCUSSION.

Bien que faiblement représentée dans le gisement-type, l'espère *S. intermedia* se distingue assez nettement des autres formes contemporaines. *S. mamertensis* et *S. grisollensis* sont plus petites; leurs molaires inférieures ont une crête oblique moins généralement marquée. Celles de *S. mamertensis* ont un trigonide plus redressé. Les molaires supérieures de la même espèce sont dépourvues de métaconule. Les mêmes dents chez *S. grisollensis* montrent une certaine dilambdodontie. *S. intermedia* se

Source : MNHN, Paris

rapproche davantage de *S. grandis* par l'allure de ses molaires inférieures et supérieures, mais reste très en-deçà des dimensions de cette dernière espèce.

Par contre, l'ordre de grandeur de *S. intermedia* n'est que faiblement inférieur à celui de *S. hartenbergeri* de Robiac. Le style morphologique de ces deux formes ne diffère pas notablement, surtout en ce qui concerne les molaires supérieures. De sorte que sans autres éléments, *S. intermedia* pourrait ne représenter qu'un stade légèrement ancestral de *S. hartenbergeri*, et ne se justifierait pas en tant qu'espèce séparée. Cependant les molaires inférieures de *S. hartenbergeri* ont un trigonide plus redressé que chez *S. intermedia*, une crête oblique moins forte, et sont dépourvues de bourrelet postéro-labial, y compris chez le *S. hartenbergeri* ancien de La Livinière 2. Compte tenu de la superposition chronologique des gisements considérés, il paraît peu probable que dans la même lignée, le profil du trigonide soit passé d'un stade redressé à un stade incliné, puis à un stade à nouveau redressé, que le caractère saillant de la crête oblique se soit généralisé pour s'atténuer par la suite, que le bourrelet postéro-labial d'abord absent ou rare se soit différencié pour s'effacer à nouveau.

Pour ces différentes raisons, le matériel bartonien de Grisolles décrit plus haut sous le nom de *S. intermedia* semble représenter une lignée de *Saturninia* différente de celles étudiées jusqu'à présent. Le gisement de La Livinière 2 pourrait recéler un témoin ancestral de cette espèce.

Saturninia sp.
(Fig. 85-86).

Un *Saturninia* est signalé sous cette appellation dans le gisement espagnol de Sosis (Crusafont 1967), chronologiquement proche du niveau d'Euzet (Ludien inférieur des auteurs). Du sédiment fossilifère de Sosis, naguère traité à Montpellier pour la recherche de rongeurs, proviennent une P^4 et une P_4 isolées pouvant correspondre à la forme signalée par Crusafont (*op. cit.*).

FIG. 85. — *Saturninia* sp.; Sosis, UM 1910 : P^4 gauche. Vue occlusale. × 20.

La P^4 (UM 1910, fig. 85) a une allure plus massive en comparaison de la P^4 habituelle chez *Saturninia*. En particulier la constriction antéro-postérieure de la dent, à la base linguale des cuspides externes, apparaît peu marquée. Le métacône se différencie bien nettement ; la crête métastylaire s'épaissit à son extrémité. Le parastyle est fort, saillant en avant, cuspidé, le paraconule bien défini ainsi que la postprotocrista. Le talon, relativement peu étendu, porte un petit hypocône.

La P_4 (UM 1916, fig. 86) présente également certaines particularités : le métaconide se trouve assez fortement décalé vers l'arrière par rapport au protoconide ; la crête oblique a une orientation plus transversale qu'on ne l'observe généralement chez *Saturninia*. Du même fait, le bassin du talonide a plus d'extension transversale que longitudinale. Seul des éléments postérieurs, l'hypoconide est nettement différencié sur ce spécimen. Le bourrelet antéro-labial manque.

Les caractères observés sur ces deux spécimens témoignent d'une certaine originalité de l'espèce à laquelle ils appartiennent vraisemblablement tous deux. Il pourrait s'agir en fait d'une lignée particulière, de dimensions sub-moyennes, sensiblement supérieures à celles de l'espèce-type *S. gracilis*. La trop faible documentation n'autorise pas à définir de façon plus précise le statut de ce *Saturninia* de Sosis.

MENSURATIONS : cf. Tableau 31, p. 137.

Source : MNHN, Paris

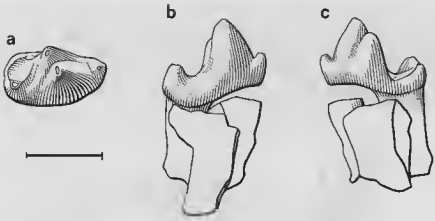

FIG. 86. — *Saturninia* sp.; Sorès, UM 1916 : P_4 droite. a : vue occlusale; b : vue labiale; c : vue linguale. × 20.

Saturninia indet.

Sous cette rubrique générale seront considérés quelques spécimens post-bartoniens, de provenance variée. Ces exemplaires, malheureusement rares dans chaque localité concernée, présentent tous des dimensions d'ordre moyen. Ce fait exclut leur attribution à des lignées contemporaines de petite ou de grande taille (*S. gracilis* d'une part, *S. beata* d'autre part). Ils ne constituent pas pour autant un ensemble homogène, mais certains regroupements peuvent être envisagés.

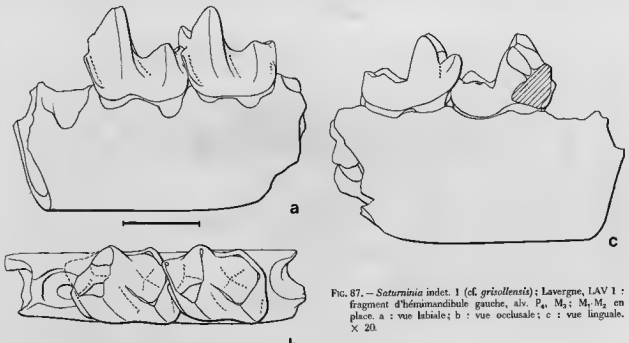

FIG. 87. — *Saturninia* indet. 1 (cf. *grisollensis*) : Lavergne, LAV 1 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. P_4, M_2; M_1-M_2 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Lavergne, Fons 4 (Fig. 87-88).

Le seul reste de nyctithère obtenu à ce jour du sédiment fossilifère de Lavergne consiste en un fragment d'hémimandibule gauche portant M_1-M_2 (LAV 1). Ces molaires, de taille intermédiaire entre celles de *S. grisollensis* et *S. intermedia*, ont leur crête oblique peu accentuée, un hypoconulide bien médian, et un bourrelet postéro-labial relativement fort.

Source : MNHN, Paris

Les micromammifères entomophages en général, et les insectivores en particulier sont remarquablement rares dans la faune de Fons 4. De ce gisement provient une M_1 ou M_2 au métaconide cassé (F4. 22), semblable par la taille et la morphologie aux molaires du spécimen de Lavergne, à la différence d'un bourrelet postéro-labial plus léger sur la dent de Fons 4. Du même gisement, un fragment lingual de M^3 (FN4-008), pièce accidentellement détruite après avoir été dessinée, paraît compatible par ses dimensions avec la molaire F4. 22. Il montre un paraconule, un léger métaconule, un net précingulum, et un faible et court rebord postéro-lingual.

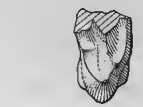

FIG. 88. — *Saturninia* indet. 1 (cf. *grisollensis*); Fons 4, FN4.008 : fragment lingual de M^3. Vue occlusale. × 20.

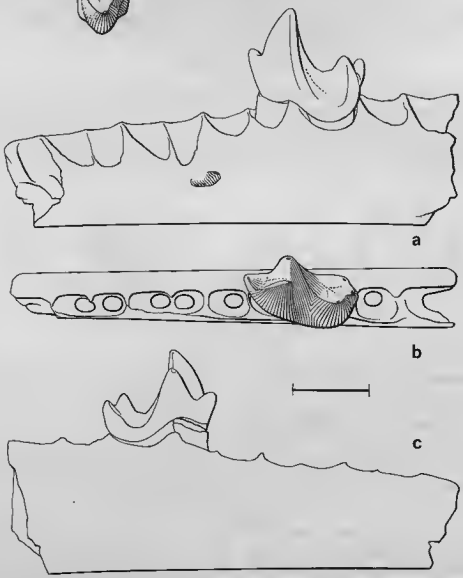

FIG. 89. — *Saturninia* indet. 2 (cf. *tobieni*); Malpérié, MPR 154 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. C-P_3, M_1; P_4 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Source : MNHN, Paris

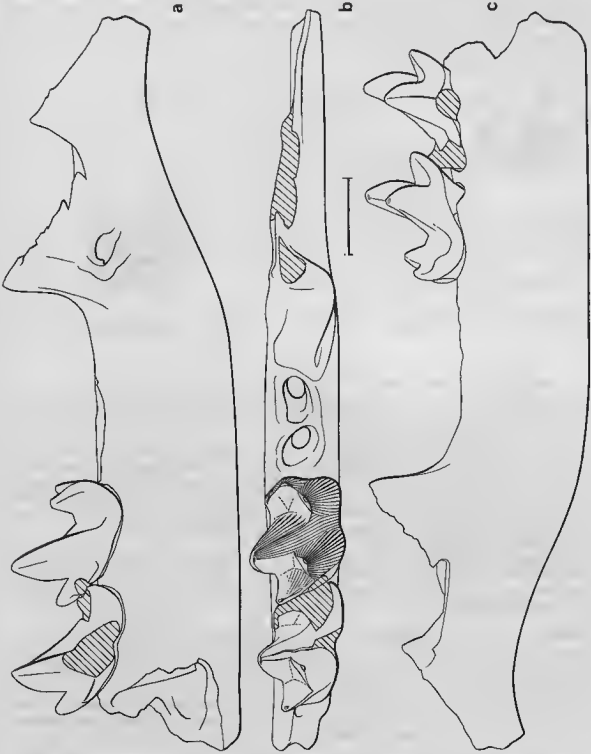

FIG. 90. — *Saturninia* indet. 2 (cf. *tobieni*) ; Mahjoubé, MPR 151 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. M_3 ; M_1-M_3 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Source : MNHN, Paris

Ces spécimens de Lavergne et de Fons 4 ressemblent morphologiquement et ne sont que faiblement supérieurs en taille aux éléments homologues du *S. grisollensis* plus ancien. Cependant la crête oblique est plus prononcée sur les molaires inférieures de cette espèce, et le bourrelet postéro-labial en général moins distinct. L'attribution des pièces de Lavergne et de Fons 4 à la lignée de *S. grisollensis* peut être envisagée à titre hypothétique.

MENSURATIONS : cf. Tableau 31, p. 137.

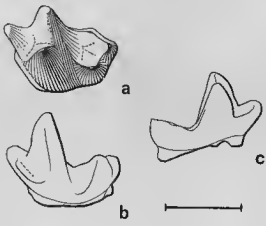

FIG. 91. — *Saturninia* indet. 2 (*cf. tobieni*); Tufal, TUF 1 : M_3 gauche. a : vue occlusale ; b : vue labiale ; c : vue linguale. × 20.

FIG. 92. — *Saturninia* indet. 2 (*cf. tobieni*); Euzet-les-Bains, EUZ 5 : fragment lingual de M^1 ou ^{2} gauche. Vue occlusale. × 20.

Malpérié, Aubrelong 2, Tufal, Euzet-les-Bains (Fig. 89-92).

Trois spécimens de Malpérié, un d'Aubrelong 2, un de Tufal, deux d'Euzet, semblent correspondre à une même forme plus grande que *S. gracilis* et légèrement plus petite que *S. beata*, espèces représentées dans les deux premiers de ces gisements.

La P_4 (MPR 154, ABL2-514) possède la morphologie habituelle chez *Saturninia*, mais se distingue ici par ses proportions. La couronne est en effet longue et étroite. Le paraconide, bien détaché antérieurement, se différencie avec netteté. Le métaconide reste sur le même plan transversal que le protoconide. La crête oblique se prolonge vers le sommet du métaconide. Sur le talonide, le bassin, très étroit et allongé, n'occupe que la demi-largeur linguale. L'hypoconide et l'hypoconulide sont bien formés, rapprochés. L'entoconide ne se distingue pratiquement pas sur l'entocristide.

M_1, M_2 (MPR 151, 152 ; ABL2-514).

Les molaires ont des proportions plus classiques. La crête oblique se prolonge vers le métaconide en formant relief sur la paroi postérieure du trigonide. Le bassin du talonide est ouvert, limité postérieurement par trois cuspides bien nettes, dont l'hypoconulide médian. Le rebord antéro-labial a un développement normal, mais aucun rudiment de bourrelet postéro-labial n'est observable.

M_3.

Du sédiment induré de Tufal, jusqu'ici peu exploité, et dont l'âge éocène supérieur reste assez imprécis, provient une M_3 (TUF 1) dont la taille et la morphologie s'accordent parfaitement avec celles des dents décrites ci-dessus. La crête oblique se prolonge vers le métaconide ; l'hypoconulide forme un lobe postérieur médian comme chez les autres *Saturninia*.

Les lavages effectués naguère sur le sédiment de la passée marno-calcaire du gisement d'Euzet ont livré peu de restes de micromammifères. Parmi ceux-ci, une M_2 (EUZ 6), en dépit de son usure, ressemble étroitement à celle provenant de Tufal, et présente le même ordre de grandeur.

M^1 ou M^2.

Un autre spécimen d'Euzet consiste en un fragment lingual de M^1 ou M^2 gauche (EUZ 5), laissant observer un paraconule, un métaconule, un talon relativement court porteur d'un hypocône, et

Source : MNHN, Paris

l'absence de précingulum. Les dimensions indiquées par ce fragment paraissent compatibles avec celles de la M_2 d'Euzet, mais on ne peut que présumer l'appartenance des deux spécimens à la même espèce.

On peut estimer grossièrement contemporains ou chronologiquement proches les fossiles considérés de Malpérié, Aubrelong 2, Tufal, et Euzet, qui paraissent représenter une espèce de *Saturninia* différente de *S. gracilis* et *S. beata* de la même époque. Cette forme ludienne a des molaires inférieures assez semblables à celles du *S. grisollensis* bartonien supérieur, notamment par le relief ascendant de la crête oblique et l'absence ou la rareté du bourrelet postéro-labial. L'espèce de Grisolles est légèrement plus petite. Mais la P_4 de cette dernière espèce n'a pas une couronne très étirée, ni un bassin talonidien très étroit, comme on l'observe sur les spécimens ludiens. Par contre la P_4 de *S. tobieni* de l'Oligocène inférieur d'Allemagne (cf. Tobien 1971, pl. 3, fig. 12a) fait preuve d'une nette étroitesse. Les autres caractères de *S. tobieni* correspondent assez bien à ceux relevés sur les spécimens de Malpérié, Aubrelong 2, Tufal, et Euzet. Peut-être donc s'agit-il ici de représentants précoces de *S. tobieni*, ou d'une forme intermédiaire entre *S. grisollensis* et *S. tobieni*.

Le fait que l'on ne connaisse pas de molaires supérieures complètes associées à ces dents, et leur correspondant sans ambiguïté, ne permet pas de contrôler cette hypothèse.

Par ailleurs, l'appartenance de ce matériel ludien a la lignée du *S. intermedia* bartonien ne peut être exclue : les dimensions sont semblables de part et d'autre ; les molaires inférieures des spécimens ludiens ne se distinguent que par l'absence de bourrelet postéro-labial, et leur P_4 diffère au même titre de celles de *S. intermedia* et de *S. grisollensis*. Le fragment de molaire supérieure d'Euzet est, il est vrai, dépourvu de précingulum, alors que cet élément existe chez *S. intermedia*.

MENSURATIONS : cf. Tableau 31, p. 137.

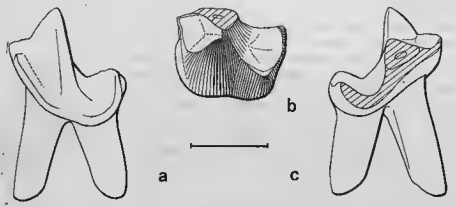

FIG. 93. — *Saturninia* indet. 3 (cf. *intermedia*) ; Perrière, PRR 29 : M_1 ou $_2$ gauche. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

Perrière (Fig. 93).

Une M_1 ou M_2 de Perrière, quelque peu endommagée (PRR 29) ne paraît pas essentiellement différente par sa morphologie des spécimens considérés ci-dessus. Le prolongement ascendant de la crête oblique est distinct, quoique atténué par l'usure, et la faiblesse de différenciation de l'hypoconulide peut représenter une variation individuelle. Cependant les proportions de cette dent diffèrent de celles des molaires discutées plus haut, par une plus grande épaisseur relative. Ce fossile peut être rapproché avec doute de la lignée de *S. intermedia*.

MENSURATIONS : cf. Tableau 31, p. 137.

Source : MNHN, Paris

Position familiale et sous-ordinale de *Saturninia*.

1. — Rappel historique.

Tobien (1971, p. 19 et suiv.) dresse un bon résumé des différentes opinions exprimées dans la littérature sur les affinités et la position systématique de *Saturninia*.

Initialement, le genre fut considéré comme un soricidé archaïque (Stehlin 1940). Cette interprétation fut reprise par certains auteurs, notamment Saban (1954, 1958), qui attribua même *Saturninia* aux soricinés. Il paraît maintenant bien établi que ce genre, à maints égards primitif, est étranger à l'ensemble évolué et très adapté des soricidés. Telle est d'ailleurs l'opinion de Repenning (1967), auteur d'une révision générale des soricidés.

Wilson (1960) rapprocha *Saturninia* du genre oligo-miocène euraméricain *Plesiosorex* POMEL. Autour de ce rapprochement, Van Valen (1967) définit le groupe soricomorphe des Plesiosoricidae. Cette classification de *Saturninia* est actuellement retenue par Tobien (1971).

D'autres auteurs (Robinson 1968, Butler 1972, Cray 1973, Crochet 1974) associent *Saturninia* à un groupe restreint (nyctithériinés) qui inclut les genres paléogènes nord-américains *Nyctitherium* et *Leptacodon*, et forme le noyau d'un ensemble familial resté pendant longtemps beaucoup moins homogène (nyctithériidés). Indépendamment du sort propre de *Saturninia*, les nyctithériidés sont tantôt rattachés aux Lipotyphla érinacéomorphes archaïques (Van Valen 1967, McKenna 1968, Robinson 1968b, Thenius 1969), tantôt aux soricomorphes évolués (Simpson 1945, Butler 1972).

La documentation étudiée dans le présent travail renouvelle de façon appréciable la discussion des affinités de *Saturninia*.

2. — Comparaison avec *Plesiosorex*.

Il apparaît en premier lieu que *Saturninia* et *Plesiosorex* ne peuvent appartenir au même groupement familial. Ce dernier genre se caractérise par des structures évoluées de la denture et du crâne. Sur la mandibule, une incisive (I_2) et une molaire (M_1) ont un développement prépondérant. Corrélativement, la série I_3-P_3 est comprimée, et les molaires postérieures ont des dimensions réduites. Les dents jugales manifestent un certain type d'évolution, par augmentation d'importance des murailles transversales, par l'acquisition d'une nette dilambdodontie (Fig. 94), par réduction de la différence de hauteur entre trigonide et talonide, et par la quasi-disparition de l'hypoconulide. Le crâne facial se différencie de celui des érinacéoïdes par le grand diamètre et la brièveté du canal infra-orbitaire, et peut-être par la position du foramen lacrymal, qui serait nettement antérieur et dorsal par rapport au bord de l'orbite[6].

En définitive, et bien que retenant des structures archaïques, *Plesiosorex* réalise pendant l'Oligocène et le Miocène une adaptation parallélisant plus ou moins celle des soricidés.

Ainsi qu'on a pu le constater (cf. *ante*, p. 16), et *contrairement à ce qui était admis jusqu'ici*, *Saturninia* ne présente aucun signe de développement privilégié d'une incisive inférieure ou supérieure de type soricoïde. En outre, la série des dents antérieures reste relativement longue, avec P_2 et P_3 biradiculées. La P_3 et la P^3 peuvent présenter des vestiges de structure sub-molariforme. La morphologie des dents jugales s'apparente étroitement à celle observée chez les érinacéomorphes archaïques (par exemple *Leptacodon*

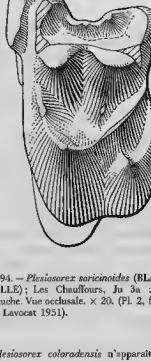

Fig. 94. — *Plesiosorex soricinoides* (BLAINVILLE) ; Les Chauffours, Ju 3a : M^2 gauche. Vue occlusale. × 20. (Pl. 2, fig. 1 *in* Lavocat 1951).

6. D'après la figure donnée par Wilson (1960, p. 22), le fragment crânien KU 9990 de *Plesiosorex coloradensis* n'apparaît pas très convaincant à ce sujet.

Source : MNHN, Paris

du Paléocène) ou même des proteuthériens ancestraux (*Gypsonictops* du Crétacé supérieur) : les molaires supérieures ont des cuspides externes coniques et élancées, des conules marqués, un précingulum, un talon postéro-lingual non réduit au seul hypocône ; sur les molaires inférieures la différence de hauteur reste importante entre le protoconide et le taloníde, et l'hypoconulide nettement différencié occupe la position médiane caractéristique des euthériens archaïques. L'avant-crâne comporte un canal infra-orbitaire s'ouvrant comme chez les hérissons au niveau de P^4.

A l'exception des caractères de la denture antérieure et du crâne facial, cet ensemble d'arguments morphologiques était déjà utilisé par les auteurs qui classaient *Saturninia* parmi les érinacéomorphes. Les nouveaux éléments viennent en confirmation de leur point de vue.

3. — Comparaisons avec les nyctithériinés nord-américains.

Les paléontologues qui ont rattaché *Saturninia* aux nyctithériidés nord-américains ont souligné l'étroite ressemblance du genre européen avec *Leptacodon* et *Nyctitherium*. Une comparaison[7] avec ces deux formes peut être reprise sur la base d'une connaissance plus complète de *Saturninia*.

Leptacodon.

Bien que les auteurs (cf. Butler 1972) tendent à distinguer deux groupes parmi les différentes espèces décrites de *Leptacodon*, connues du Paléocène moyen jusqu'à l'Eocène inférieur, ce genre sera ici considéré dans son ensemble, en comparaison de *Saturninia*.

En ce qui concerne la rangée supérieure, les éléments antérieurs chez *Leptacodon* sont connus d'après le spécimen-type de l'espèce-type *L. tener*, du Paléocène supérieur. On n'a pu observer en place chez *Saturninia* d'incisive supérieure semblable à la dent nommée « A » par McKenna 1968. Par contre, la morphologie de la couronne de certains éléments supérieurs antérieurs de *Saturninia* (I^2-I^3 ou C-P^1) est semblable à celle présentée par les dents B, C et D du spécimen-type de *L. tener*. Chez *Leptacodon*, les dents C et D, correspondant vraisemblablement à P^1 et P^2, sont biradiculées. D'après le spécimen GOU 34 (*Saturninia beata*, p. 49), P^1 pourrait n'avoir qu'une seule racine chez le genre européen.

La P^3 de *Leptacodon* et celle de *Saturninia* se ressemblent étroitement par la présence de trois racines et d'un contour occlusal trilobé, avec une forte cuspide principale prolongée par une longue crête postéro-labiale. Le lobe lingual n'est pas bien différencié sur le type de *L. tener*, mais apparaît nettement chez *Leptacodon* sp. (AMNH 48173) du Wasatchien (Eocène inférieur) de San Jose.

La P^4 de *Leptacodon* (*L. tener*, type, et *L.* sp. AMNH 48173) ressemble à celle de *Saturninia* par le contour et l'organisation des différents éléments : un parastyle développé, saillant en avant, un paracône et un métacône bien distincts, l'absence ou la discrétion du paraconule, la présence éventuelle d'un précingulum. Chez *Saturninia*, le talon postéro-lingual est généralement plus développé, et porte un net hypocône.

Les molaires supérieures M^1 et M^2 ont, chez *Leptacodon* (*L. tener*, type, et *L.* sp. 48173) comme chez *Saturninia*, un parastyle plus ou moins saillant en avant, des cuspides coniques dont les crêtes médiales, légères, se trouvent dans le plan longitudinal vertical, des conules nets, un précingulum, et un talon postéro-lingual portant un hypocône. Les différences résident dans la nette présence de la crête interne du paraconule chez *Leptacodon*, et sa quasi-constante absence chez *Saturninia*, dans le plus grand développement du talon et de l'hypocône chez ce dernier genre. Certaines lignées de *Saturninia* se caractérisent par l'absence de métaconule ou de précingulum, ou encore par une relative dilambdodontie.

La M^3 de *Leptacodon* (*L. tener*, type, et *L.* sp. AMNH 48173) et celle de *Saturninia* présentent le même degré de réduction, un lobe parastylaire semblablement développé, des conules, un précingulum plus léger que sur M^1 et M^2, et un faible rebord postéro-lingual. Chez *Saturninia*, le métaconule peut manquer, le talon peut être plus développé et porter un net hypocône.

Les éléments de la rangée inférieure de *Leptacodon* et *Saturninia* sont comparables depuis P_3 jusqu'à M_3.

7. Cette comparaison a surtout été rendue possible grâce au prêt obligeant, par M. D. E. Russell, d'une importante série de moulages d'insectivores paléocènes et éocènes nord-américains.

Source : MNHN, Paris

La morphologie de P_3 est identique dans les deux genres, ainsi que l'étendue des variations rencontrées de part et d'autre. Comme chez *Saturninia*, la saillie antéro-linguale peut apparaître nettement chez *L. tener* (type) et *L. jepseni* (type), faiblement (« *L.* » *ladae* AMNH 35944), ou ne pas se distinguer (« *L.* » *munusculum* AMNH 35942). Le rebord postérieur est généralement bien formé, toujours pourvu d'une cuspule, parfois creusé d'un bassin rudimentaire (*L. tener*, type), comme ce peut être le cas chez *S. hartenbergeri* (p. 39).

La P_4 est semblablement molariforme chez *Leptacodon* et *Saturninia*, et ses dimensions apparaissent de même ordre par rapport à celles des molaires. Chez les deux genres la dent peut être relativement large ou étroite, le métaconide peut se trouver sur le même plan transversal que le protoconide ou décalé vers l'arrière, et le bassin du talonide peut avoir une extension transversale et longitudinale variable. La P_4 de *Saturninia* possède plus fréquemment une crête oblique ascendante vers le métaconide, et des cuspides postérieures mieux différenciées. L'ensemble de la dent et en particulier le trigonide peuvent être plus ramassés antéro-postérieurement chez *Leptacodon* (*L. jepseni*, type). Les M_1 et M_2 de *Leptacodon* présentent également de nettes ressemblances avec ces mêmes molaires chez *Saturninia*. Le trigonide, pincé, élevé par rapport au talonide, a un profil plus ou moins nettement redressé. La crête oblique peut (cas de « *L.* » *munusculum* AMNH 35942) ou non se prolonger sur la paroi postérieure du trigonide ; l'hypoconulide occupe une position généralement médiane, et un bourrelet postéro-labial se différencie éventuellement (*L.* sp. AMNH 48173 ; « *L.* » *ladae* AMNH 35948).

Enfin, la M_3 a les mêmes proportions particulières chez les deux genres, avec notamment un hypoconulide formant un fort lobe postérieur et médian.

On voit en résumé que les différences entre *Leptacodon* et *Saturninia* sont peu nombreuses et faibles, tenant surtout au plus grand talon et au plus net hypocône des P^4-M^2 de *Saturninia*, à la constance de l'aile interne du paraconule chez *Leptacodon* et son absence très générale chez *Saturninia*, à l'éventuelle dilambdodontie de ce dernier.

Nyctitherium.

Outre l'espèce-type *N. velox*, Robinson (1968b) range dans ce genre *N. serotinum* et *N. dasypeltix*. La distribution chronologique du genre intéresse tout l'Eocène. Bien qu'un doute soit porté sur la congénéricité de *N. velox* et *N. serotinum* (Butler 1972), *Nyctitherium* sera considéré ici au sens défini par Robinson.

Pour la rangée supérieure, la comparaison directe avec *Saturninia* peut être faite depuis P^4 jusqu'à M^3.

La P^4 de *Nyctitherium* ressemble assez étroitement à celle de *Saturninia*, notamment par le développement du parastyle, les proportions des cuspides externes, l'extension longitudinale et transversale du talon, la présence éventuelle d'un paraconule. Le précingulum paraît plus généralement différencié et plus étendu chez *Nyctitherium*, mais par contre l'hypocône n'est pas distinct (*N. velox* USNM 17653, AMNH 55659, YPM 15251).

Les M^1 et M^2 de *Nyctitherium* et de *Saturninia* présentent une structure et des proportions assez semblables. Une certaine dilambdodontie[8] paraît plus répandue chez *Nyctitherium* (*N. velox* USNM 17653, YPM 15251 ; *N. serotinum*? AMNH 15103), chez qui peut apparaître en outre un rudiment de mésostyle (*N. velox* YPM 15251 ; *N. serotinum*? AMNH 15103). La crête interne du paraconule, le plus souvent absente chez *Saturninia*, est généralement conservée chez le genre américain. Le précingulum apparaît chez celui-ci plus constant et plus étendu, le talon plus variable dans son extension, parfois assez faible (*N. velox* YPM 16058), et l'hypocône, constant et bien différencié chez *Saturninia*, moins développé ou parfois même absent (*N. velox*) chez *Nyctitherium*.

Par rapport aux molaires antérieures, le degré de réduction de M^3 est identique chez les deux genres. Le lobe du parastyle de cette dent, chez *Nyctitherium* comme chez *Saturninia*, varie dans son extension et son épaisseur, pouvant apparaître long et effilé (*N. velox* YPM 12251) ou court et épais

8. Le fait que les crêtes reliant l'un à l'autre le paracône et le métacône soient bien distinctes, et dirigées du côté labial, représente une structure dilambdodonte rudimentaire, éventuellement accentuée par l'ébauche d'un mésostyle sur le bord labial. Cette conformation, proche de celle observée chez les marsupiaux didelphiidés, représente un stade structural (grade) par lequel sont nécessairement passés les groupes actuellement vrais dilambdodontes (soricomorphes, chiroptères), au sens où Robinson (1968, p. 130) restreint ce terme.

Source : MNHN, Paris

(*N. velox* YPM 16058). Semblablement chez les deux genres, les conules sont moins constamment distincts que sur M^1-M^2. M^3 fournit pour *Nyctitherium* l'indication d'une dilambdodontie plus généralisée (*N. velox* YPM 15251) et d'une moindre différenciation du talon postéro-lingual.

Les rangées inférieures de *Nyctitherium* et *Saturninia* sont comparables depuis la canine jusqu'à M_3.

Un élément de différence apparaît avec la nette présence de diastèmes séparant les dents antérieures chez *Nyctitherium* (*N. velox* YPM 14936 ; *N. dasypelix*, type), notamment entre C et P_1 et entre P_2 et P_3.

La canine du genre américain est relativement forte, longue, inclinée vers l'avant, vraisemblablement simple et pointue à son extrémité. Cette dent diffère sensiblement de la canine prémolariforme de *Saturninia*.

D'après la forme et le diamètre de son alvéole unique sur le spécimen YPM 14936, la P_1 de *N. velox* paraît avoir été forte et inclinée en avant.

P_2 et P_3, biradiculées, ont une morphologie apparemment semblable chez les deux genres.

La P_4 de *Nyctitherium* est molariforme comme celle de *Saturninia*, avec un paraconide en position antérieure, un métaconide aligné transversalement sur le protoconide, un talonide plus ou moins large et long, un hypoconulide et un entoconide variablement distincts.

La morphologie des M_1 et M_2 de *Nyctitherium* rappelle fortement celle observée chez *Saturninia*. Le caractère ascendant de la crête oblique se rencontre également chez *Nyctitherium* (*N. serotinum* YPM 13517, *N. velox*, type, USNM 13282, « *N.* » *celatum* USNM 19163), moins net et moins répandu semble-t-il que chez *Saturninia*. Des différences se manifestent dans le développement du bourrelet cingulaire labial, parfois beaucoup plus soutenu chez *Nyctitherium* (*N. velox*, type, YPM 14396, USNM 13282) et dans la position de l'hypoconulide, souvent rapproché de l'entoconide (*N. serotinum*, type ; *N. velox*, type, USNM 13282), de façon plus forte qu'on ne l'observe chez certains *Saturninia*.

Chez les deux genres, M_3 est semblablement réduite par rapport aux M_1 et M_2, et l'allure générale est semblable de part et d'autre. Cependant l'hypoconulide chez *Nyctitherium*, bien que plus postérieur à ce qu'il est sur M_1 et M_2, ne forme pas un lobe postérieur aussi différencié que chez *Saturninia* (*N. velox*, type ; *N. serotinum*, type).

En résumé, la morphologie des dents jugales s'apparente au même type chez *Saturninia* et *Nyctitherium*. D'assez nettes différences résident dans la présence d'une canine caniniforme, de diastèmes dans la région des prémolaires, l'accroissement éventuel du cingulum labial des molaires inférieures, le rapprochement souvent accentué de l'hypoconulide et de l'entoconide, la moindre extension postérieure de l'hypoconulide de M_3, la dilambdodontie plus généralisée, la présence de la crête interne du paraconule, et l'absence fréquente d'hypocône chez *Nyctitherium*. Même si l'on tient compte du fait que la comparaison de *Saturninia* avec les nyctithérinés repose sur une information moins complète pour *Leptacodon* que pour *Nyctitherium*, c'est-à-dire même si l'on n'envisage cette comparaison qu'en matière de morphologie des dents jugales, *Saturninia* apparaît finalement plus proche de *Leptacodon* que de *Nyctitherium*.

En considération de son âge plus ancien, paléocène moyen-éocène inférieur, *Leptacodon* peut représenter une forme ancestrale satisfaisante de *Saturninia*. Les changements survenus pendant l'évolution ayant conduit d'une forme à l'autre résideraient pour les dents jugales dans un net accroissement du talon et un renforcement de l'hypocône des molaires supérieures, dans l'allègement des conules, l'acquisition d'une tendance éventuelle à la dilambdodontie, d'une tendance à la simplification ou la réduction des P3. Et sans doute faut-il ajouter à ces modifications une notable réduction de la canine, rendue chez *Saturninia* à l'égal des dents uniradiculées antérieures.

L'important degré de communauté des faunes mammaliennes nord-américaine et européenne au Paléocène et à l'Eocène inférieur (cf. Russell 1968), précisé en l'occurrence par la découverte récente dans le Paléocène d'Europe d'un nyctithériidé rapporté à *Leptacodon* (Godfriaux et Thaler 1972), vient évidemment à l'appui de cette hypothèse de filiation entre *Leptacodon* et *Saturninia*.

Certains auteurs comme McKenna (1960) et Robinson (1968) ont d'ailleurs mis l'accent sur l'importance de *Leptacodon* en tant que forme ancestrale éventuelle pour de nombreux insectivores. Cette hypothèse implique en particulier le genre éocène nord-américain *Nyctitherium*, étroitement rapproché

Source : MNHN, Paris

de *Leptacodon* par la plupart des auteurs. L'évolution ayant pu conduire de *Leptacodon* à *Nyctitherium* requiert des modifications légères dans la morphologie dentaire, telles que l'extension du talon postéro-lingual des dents jugales supérieures, la régression de l'hypocône, l'acquisition d'une relative dilambdodontie, le déplacement de l'hypoconulide vers le côté lingual sur M_1 et M_2, et la diminution de l'extension postérieure de cette cuspide sur M_3, le renforcement du cingulum labial sur les dents jugales inférieures. Le secteur des dents antérieures pourrait avoir montré plus de stabilité, notamment par le maintien d'une canine caniniforme.

Nyctitherium d'une part et *Saturninia* d'autre part apparaissent ainsi, de part et d'autre de l'Atlantique Nord en formation, comme les descendants peu modifiés d'un ancêtre commun, dont le genre *Leptacodon* fournit une image convenable. Ces trois formes, *Leptacodon*, *Nyctitherium*, et *Saturninia*, constituent l'essentiel d'un groupe homogène et restreint, celui des nyctitheriinés, dont l'histoire comporte une phase euraméricaine unique, puis une phase où l'évolution se poursuit dans deux territoires géographiquement séparés, l'Amérique du Nord et l'Europe occidentale. Procédant de la même cause, à savoir l'interruption après l'Eocène inférieur d'une large communication terrestre entre l'Amérique du Nord et l'Europe, une période de devenir autonome dans un territoire relativement restreint a commencé en même temps pour les nyctithères et pour plusieurs autres groupes mammaliens européens. L'étude récente des rongeurs éocènes paléarctiques, dont une phase d'évolution endémique est initiée dès l'Eocène moyen, explicite clairement ce schéma paléobiogéographique (Hartenberger 1973 b).

Pontifactor.

Postérieurement à la première rédaction du présent travail, une publication de West (1974) attribue aux nyctithériidés le nouveau genre *Pontifactor*, de l'Eocène moyen (Bridger) d'Amérique du Nord (Wyoming), décrit d'après seulement des éléments partiels de rangée dentaire supérieure. Une seule espèce est connue (*P. bestiola*).

La caractéristique principale de cette forme réside dans une dilambdodontie plus avancée que celle de *Nyctitherium* (l'ectolophe constitue un W franc ; le mésostyle est bien cuspidé). En outre, le talon postéro-lingual a une faible extension transversale et longitudinale, et se réduit pour l'essentiel à un hypocône petit mais nettement différencié. Sur M^1, le bord labial est franchement oblique (vers l'avant et l'intérieur) sur le plan transversal médian de la dent. La P^4 comporte un fort paracône, un métacone réduit mais distinct, et une région linguale peu développée, avec un talon et un hypocône rudimentaires.

West (*o.c.*) considère *Pontifactor* comme dérivé d'un stade nyctithère moins dilambdodonte, et chez lequel la région de l'hypocône n'était pas plus développée. Ce stade ancien est documenté par une forme de l'Eocène inférieur (Wasatchien inférieur) attribuée par Matthew (1918) à *Nyctitherium celatum*, et à *N. serotinum* par Robinson (1968). Ce fossile (spécimen AMNH 15103) est donc envisagé raisonnablement comme ancêtre possible de *Pontifactor* d'une part, et des *Nyctitherium* ultérieurs d'autre part.

Avec *Pontifactor* s'accusent encore plus nettement les différences morphologiques qui séparent les nyctithères tardifs (*i.e.* postérieurs à l'Eocène inférieur) nord-américains des nyctithères tardifs européens.

La structure des molaires supérieures de *Pontifactor* a fait prendre en considération par West (*o.c.*), à titre de possible nyctithérüdé et éventuel ancêtre autochtone de *Saturninia*, le genre *Remiculus* RUSSELL, 1964, du Paléocène supérieur d'Europe, attribué par son auteur (1964, p. 72) et par Szalay (1969, p. 228) aux mixodectidés.

Il apparaît de façon claire que la dilambdodontie des molaires supérieures n'est réalisée que secondairement, progressivement, et partiellement dans l'évolution des nyctithériidés. Il en va de même pour l'acquisition d'un talon postéro-lingual et d'un hypocône, et pour le déplacement de l'hypoconulide vers l'entoconide sur les molaires inférieures. Il est par conséquent difficile d'invoquer comme une forme ancienne du groupe un fossile paléocène chez lequel toutes ces tendances sont déjà parfaitement réalisées sinon manifestes, et pour cette raison l'attribution de *Remiculus* aux nyctithérüdés ne paraît pas soutenable.

Source : MNHN, Paris

4. — Comparaisons avec certains euthériens du Crétacé supérieur.

— *Gypsonictops.*

Au delà des nyctithérüdés, des érinacéomorphes, et des Lipotyphla, certaines structures de *Saturninia* évoquent assez précisément celles de certains « insectivores » archaïques de l'ordre des Proteutheria.

Il en est notamment ainsi pour le genre *Gypsonictops*, du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, bien documenté maintenant grâce aux travaux de Lillegraven (1969) et Clemens (1973). Ce genre a été pendant longtemps attribué aux leptictidés (Simpson 1945, Van Valen 1967), jusqu'au doute porté par Butler (1972) sur la validité de cette attribution. Il s'agit de toutes façons d'un groupe particulier (gypsonictopinés).

De nettes ressemblances entre *Gypsonictops* et *Saturninia* se manifestent en particulier au niveau des dents lactéales et des prémolaires.

La DP^3 de *Gypsonictops* (Lillegraven *op. cit.*, p. 52, fig. 27-1 ; Clemens *op. cit.*, p. 21, fig. 11 c-d) et celle de *Saturninia* (cf. *ante*, fig. 47) ont une morphologie très similaire, avec deux cuspides labiales, un parastyle saillant en avant, un métastyle crestiforme, et un lobe protoconal cuspidé. La DP_4 a chez *Gypsonictops* (Lillegraven *loc. cit.*, fig. 27-2) et *Saturninia* (cf. *ante*, fig. 51) des proportions très semblables, avec un trigonide développé longitudinalement, à paraconide bas, et un talonide largement creusé et nettement cuspidé comme celui d'une molaire. La P^3 de *Saturninia* est généralement plus évoluée — par démolarisation — que celle de *Gypsonictops* (Lillegraven *loc. cit.*, fig. 27-4-6 ; Clemens *loc. cit.*, fig. 8, 9 a-b). Au sein de la variabilité présentée par certaines espèces de *Saturninia*, il est cependant possible de rencontrer des morphotypes archaïques (cf. *ante*, fig. 46) rappelant la P^3 du genre crétacé, avec deux cuspides labiales distinctes, un lobe protoconal plus ou moins développé, éventuellement pourvu d'un talon rudimentaire. De même, au sein de la variabilité présentée par *Saturninia* au niveau de P_3, peuvent se trouver des morphotypes relativement complexes (cf. *ante*, fig. 41) avec un paraconide rudimentaire et un rebord postérieur creusé d'un bassin résiduel. Ces caractères ne sont pas sans rappeler ceux de la P_3 de *Gypsonictops* (Lillegraven *op. cit.*, fig. 29-1 ; Clemens *op. cit.*, fig. 3-5).

Quant aux dents jugales, leur organisation d'ensemble est tout à fait comparable chez *Gypsonictops* et *Saturninia*. Les jugales supérieures du genre crétacé (Lillegraven *op. cit.*, fig. 27-6 ; Clemens *op. cit.*, fig. 9 c-j) ont des cuspides labiales coniques, dont les crêtes médiales, distinctes, restent dans le plan longitudinal vertical, des conules nets, avec leurs crêtes internes, un précingulum et un rebord postéro-lingual net. P^4 se caractérise par un parastyle cuspidé saillant en avant, et un métaconule éventuellement réduit, M^3 par un grand lobe parastylaire labial, un métacône réduit, et l'absence de formation métastylaire. Ces dents diffèrent surtout de celles des nyctithérüdés, et de *Saturninia* en particulier, par l'absence d'extension du talon sur P^4-M^2, l'absence d'hypocône, et par la proximité des conules et des cuspides labiales. Les dents jugales inférieures de *Gypsonictops* (Lillegraven *op. cit.*, fig. 27-3, 29-3-5 ; Clemens *op. cit.*, fig. 1, 2, 4, 6) ont comme celles de *Saturninia* un trigonide élevé par rapport au talonide, et court antéro-postérieurement. Leur paraconide fait preuve d'une variabilité importante ; leur crête oblique s'arrête généralement à la base de la paroi postérieure du trigonide, mais le caractère ascendant de la crête, répandu chez *Saturninia*, semble parfois ébauché (Clemens *loc. cit.*, fig. 6h). Le talonide, largement bassiné, y compris sur P_4, comporte trois cuspides nettes dont un hypoconulide typiquement médian, un peu plus développé vers l'arrière sur M_3 que sur les autres dents jugales inférieures.

La partie antérieure de la rangée inférieure de *Gypsonictops* diffère de celle de *Saturninia* par la présence d'une assez forte canine caniniforme, par la biradiculie généralisée des prémolaires, et par la présence d'une prémolaire antérieure de plus que dans la formule euthérienne classique.

Sur l'os dentaire, le foramen mentonnier principal a une position très variable par comparaison à ce qui est observé chez *Saturninia*. *Gypsonictops* possède en outre un foramen mentonnier antérieur absent chez *Saturninia*, mais présent chez *Leptacodon*. La branche montante, d'après la similarité de la région inférieure (Clemens *op. cit.*, fig. 2-3) paraît avoir eu une morphologie et des proportions comparables chez les deux genres.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne l'os maxillaire, le canal infra-orbitaire s'ouvre chez *Gypsonictops* à un niveau légèrement antérieur à P^4 ; il est sensiblement plus long et plus étroit que chez *Saturninia*.

L'évidence de nombreuses et étroites ressemblances entre *Gypsonictops* et *Saturninia* est de nature à renforcer l'hypothèse d'un rôle ancestral de *Gypsonictops* à l'égard des insectivores Lipotyphla. Concernant tout au moins les érinacéomorphes archaïques, et parmi eux les nyctithériidés, cette hypothèse, envisagée par Lillegraven (*op. cit.*), a été développée par Clemens (1973, p. 36, etc.).

Si l'on en jugeait par les seules informations se rapportant à la denture, il pourrait être admis que les plus anciens nyctithères connus, c'est-à-dire les *Leptacodon* du Paléocène moyen, dérivent à peu près directement du *Gypsonictops* crétacé supérieur. Peu de modifications seraient requises par cette filiation : une sensible diminution des dimensions, une régression dans le secteur des dents antérieures, par une certaine réduction des canines, perte d'un élément prémolaire et réduction du nombre de racines de la première prémolaire à la rangée inférieure, début de démolarisation affectant P_3 et P^3. Dans ce premier stade, qui pourrait correspondre en même temps à l'initiation des nyctithères et à celle de tous les Lipotyphla, le schéma des dents jugales n'aurait à se modifier que légèrement : par un moindre développement transversal des molaires supérieures, par une certaine extension de leur postcingulum, et la différenciation amorcée d'un hypocône.

Cependant, sur le plan de la systématique, *Gypsonictops* reste associé, quoique de façon mal définie, à un ensemble d'insectivores anciens, récemment circonscrit (Szalay and Decker 1974) autour des paléoryctidés et leptictidés. Or, d'une part les leptictidés proprement dits, compte tenu de leur anatomie crânienne (Butler 1956), apparaissent écartés d'une possible ascendance à l'égard des érinacéomorphes. D'autre part, Szalay and Decker (*op. cit.*), d'après l'analyse morphologique de certains éléments du tarse, tendent à exclure désormais de cette ascendance le tronc plus vaste des paléoryctidés — leptictidés. S'il est vrai que *Gypsonictops* n'est pas impliqué par lui-même dans ces dernières considérations, son rattachement systématique amoindrit sa position en tant qu'ancêtre hypothétique des érinacéomorphes et des Lipotyphla.

Mais si l'on écarte *Gypsonictops*, rares sont les ancêtres plausibles parmi les euthériens connus du Crétacé supérieur, et notablement moindre apparaît l'éventail des ressemblances constatées entre ceux-ci et les nyctithériidés. Pour les auteurs précités, l'ascendance des Lipotyphla (incluant *Batodon*) résiderait dans un groupe (postulé) d'euthériens du Crétacé moyen, dont le tarse serait primitif. Ce groupe serait ancestral pour différentes grandes souches d'euthériens, dont les paléoryctoïdés, les condylarthres, les Lipotyphla (« erinaceotan insectivora »).

— *Protungulatum.*

Pour ce genre du Crétacé terminal (Bug Creek Formation) d'Amérique du Nord (Montana), décrit comme un condylarthre par Sloan and Van Valen (1965), d'après un riche matériel, l'information publiée reste liminaire. *Protungulatum* est cependant largement invoqué et discuté, grâce à des informations de caractère essentiellement confidentiel, par tous les auteurs traitant de placentaires archaïques.

L'étude récente du complexe astragale-calcaneum chez les genres *Protungulatum*, *Procerberus*, et *Plesiadapis* permet à Szalay and Decker (*op. cit.*) de mettre en évidence le caractère primitif du tarse chez *Protungulatum*. Un ancêtre au tarse semblablement primitif serait requis à l'origine des insectivores Lipotyphla. Mais le genre *Protungulatum* lui-même ne pourrait-il être considéré à ce titre ? D'une façon générale, la morphologie dentaire de *Protungulatum* convient nettement moins, dans cette hypothèse, que celle de *Gypsonictops*.

Chez *Protungulatum*, les prémolaires inférieures sont biradiculées, P_1 de façon éventuelle. Leurs proportions s'accroissent progressivement dans la série depuis l'avant vers l'arrière. La morphologie de P_2 et de P_3 est relativement simple. La P_3 ne comporte pas de nettes structures molariformes comme chez *Gypsonictops*. La P_4 est submolariforme. Son talonide reste court et étroit, peu différencié, et les cuspides du trigonide forment un triangle très ouvert du côté lingual. Sur les molaires inférieures, les cuspides sont relativement basses, et la différence de hauteur entre trigonide et talonide n'est pas aussi importante que chez *Gypsonictops* ou chez les nyctithériidés. La crête oblique ne forme aucune ébauche de relief sur la paroi postérieure du trigonide. L'hypoconulide, peu différencié, sauf sur M_3 où il constitue un lobe postérieur, occupe une position médiane.

Source : MNHN, Paris

Dans la rangée supérieure, P^3 et P^4 ont une morphologie assez semblable, avec une cuspide labiale principale et un protocône lingual simple. Le métacône de P^4 n'existe — éventuellement — qu'à l'état de trace. Il s'agit donc de dents peu molariformes en regard des éléments homologues des nyctithériidés ou de *Gypsonictops*. Sur les molaires, le bourrelet labial est assez fort, nettement plus marqué que chez les nyctithériidés ou *Gypsonictops*. Les cuspides labiales ont une forme conique et quelque peu bulbeuse ; les conules apparaissent plus épais et plus en relief que ceux de *Gypsonictops* et a fortiori ceux des nyctithériidés. Un précingulum et un postcingulum existent comme chez *Gypsonictops*, et l'hypocône est très rudimentaire ou non différencié. La M^3 de *Protungulatum*, par comparaison à *Gypsonictops* ou aux nyctithériidés, apparaît assez peu réduite : seule la région du métastyle n'est pas développée.

En définitive, l'aspect bulbeux des cuspides, le rebord labial sur les molaires supérieures, la faible différence de hauteur entre trigonide et talonide, et surtout la structure peu molariforme des prémolaires postérieures, ne permettent pas de rechercher dans *Protungulatum* une forme ancestrale éventuelle des nyctithériidés, et, au delà, des insectivores Lipotyphla.

— *Batodon*.

Ce genre du Crétacé supérieur (Maestrichtien) d'Amérique du Nord, anciennement décrit par Marsh, a été récemment documenté par Lillegraven (1969) et Clemens (1973). Ces deux auteurs considèrent *Batodon* comme un paléoryctidé didelphodontiné. Szalay (1969), d'après le matériel produit par Lillegraven (*op. cit.*), voit dans *Batodon* l'ancêtre du genre *Leptacodon*, et l'associe du même coup aux érinacéoïdes anciens. Cette opinion est récemment maintenue *in* Szalay and Decker (*op. cit.*).

De fait, la morphologie des molaires inférieures de *Batodon* rappelle étroitement, plus peut-être qu'aucune autre forme du Crétacé supérieur, celle des nyctithériidés. Les proportions d'ensemble, la différence de hauteur entre trigonide et talonide, le galbe labial de la base de la couronne, le développement du cingulum labial-antérieur, la forme, la petitesse, et la position submédiane du paraconide, le redressement de la paroi postérieure du trigonide, la longueur et la largeur du bassin du talonide, l'importance relative, assez semblable, de l'hypoconide et de l'entoconide, la position médiane et postérieure de l'hypoconulide, accentuée sur M_3, tous ces caractères soutiendraient la position systématique envisagée par Szalay.

Cependant, d'autres éléments militent à l'encontre de cette solution :

1. — Les prémolaires postérieures (P^4 et P_4) sont plus faiblement molariformes que celles de *Leptacodon* et des autres nyctithériidés. P^4 a un métacône à peine différencié, par un simple ressaut de la crête postérieure du paracône ; le lobe lingual et le protocône sont peu développés, et sans aucun postcingulum. Sur P_4, le trigonide est très ouvert, le paraconide mal différencié, confondu avec l'extrémité du cingulum antérieur, et le métaconide moins bien individualisé que chez *Leptacodon*. Et surtout le talonide est court, étroit, non creusé, réduit à une crête longitudinale, voire une simple cuspide. Sur la rangée inférieure, les autres prémolaires sont simples, séparées par des diastèmes, P_1 monoradiculée. Aucune trace de molarisation ne se remarque sur P_3.

2. — Les spécimens de molaires supérieures rapportés au genre (Lillegraven *op. cit.*) très usés, montrent des proportions assez particulières, qui s'éloignent de celles des nyctithériidés : ces dents sont fortement développées en direction transversale. Le rebord stylaire est plus large et plus soutenu que chez les nyctithériidés, et les cuspides labiales apparaissent moins nettement séparées que chez ces derniers. Il ne semble pas que les conules aient été très importants ; le paracingulum et le métacingulum sont moins marqués que chez les nyctithériidés. L'extension transversale de ces molaires et le rapprochement des cuspides labiales expriment une certaine tendance zalambdodonte, assez étrangère aux nyctithériidés. En définitive, l'information disponible ne permet pas d'envisager l'évolution de *Leptacodon*, des nyctithériidés, et des insectivores Lipotyphla depuis une forme semblable à *Batodon*. Ce dernier genre ne paraît pas associable aux nyctithériidés.

— Thérien de Fons O.

La molaire inférieure isolée décrite de Fons O (Valdo-Fuvélien, Gard) par Ledoux *et al.* (1966) reste à ce jour le seul fossile mammalien publié pour le Crétacé supérieur d'Europe. Pour la plupart

Source : MNHN, Paris

des auteurs qui ont discuté ou mentionné ce spécimen, il s'agit d'un euthérien. Pour McKenna (1969), les structures de la dent de Fons O correspondent à celles d'un paléoryctidé. Pour Clemens (1973), cette molaire inférieure diffère de celles de *Gypsonictops*.

En l'absence de documentation complémentaire, il est vain d'épiloguer sur le statut systématique précis de ce fossile, euthérien probable (il ne présente en fait aucune évidence du rapprochement de l'hypoconulide et de l'entoconide, tel qu'on l'observe chez tous les groupes de marsupiaux différenciés au Crétacé supérieur).

La morphologie exposée par le spécimen de Fons O est toutefois intéressante à comparer à celle des nyctithériudés. La dent de Fons O est relativement longue. Cette longueur est due au grand développement du talonide. L'hypoconulide constitue un lobe médian épais, en saillie vers l'arrière. Pour cette raison, et quoique le talonide soit légèrement plus large que le trigonide, il pourrait s'agir d'une M_3, et les molaires antérieures (M_1 et M_2) pourraient dans ce cas donner une impression de moindre longueur. Le trigonide est élancé, et sa paroi postérieure nettement redressée. Le paraconide, petit, conique, a un développement et une allure semblables à ceux du même élément chez les nyctithériudés. Mais sa position relative chez ces derniers est dans l'ensemble moins linguale, plus médiane. Un rebord cingulaire labial-antérieur existe sur la molaire de Fons O, quoique pratiquement réduit à sa saillie antérieure. Un trait notable est la présence d'une crête oblique se prolongeant jusqu'au métaconide, et restant faiblement en relief sur la paroi postérieure du trigonide. Cette particularité évoque les nyctithériudés, notamment *Saturninia*. L'hypoconide sur la dent de Fons O présente un développement accentué, par sa hauteur relative, son fort volume, son aspect quelque peu bulbeux. La nette prépondérance de cette cuspide, par rapport à l'entoconide, n'est pas un caractère commun chez les nyctithères, anciens ou tardifs.

En définitive, le mammifère de Fons O, d'après la seule morphologie de la molaire inférieure, ne peut être totalement écarté d'une éventuelle parenté avec les nyctithériudés et avec les insectivores Lipotyphla. Sa morphologie n'apparaît cependant pas plus adéquate dans ce sens que celle de *Gypsonictops*.

Ce dernier genre présente en outre de nombreux autres points de ressemblance avec les nyctithériudés, alors que l'on ne sait rien des molaires supérieures et des prémolaires du mammifère de Fons O.

— Euthérien de l'Alberta.

Fox (1970) a décrit du Campanien inférieur (Upper Milk River Formation) de l'Alberta (Canada) une molaire supérieure (UA 5520), au demeurant le plus ancien vrai euthérien signalé à ce jour en Amérique du Nord. Fox a comparé ce fossile à différents mammifères du Mésozoïque supérieur, et a souligné sa proximité morphologique à l'égard des érinacéomorphes anciens du Paléocène moyen, tel *Leptacodon*.

Cette ressemblance réside dans les proportions générales et le contour occlusal, notamment dans la relativement faible extension transversale de la dent, dans le développement modéré du rebord labial, dans l'allure conique et élancée des cuspides labiales (paracône et métacône), dans la liaison à forte composante verticale entre le paracône et le lobe parastylaire, dans la crête métastylaire simple, et faiblement concave, dans l'importance et la position relatives des conules, dans la présence d'un précingulum et d'un postcingulum, ce dernier porteur d'un hypocône rudimentaire.

Quelques différences, de faible ampleur, existent entre les molaires supérieures de type nyctithériudé, et le spécimen décrit par Fox. Chez ce dernier, le bord stylaire comporte des cuspides stylaires légères, absentes chez *Leptacodon* à l'exception du parastyle. Le lobe du parastyle est un peu plus important chez l'euthérien campanien. Chez celui-ci en outre, le paracingulum et le métacingulum paraissent quelque peu plus larges, et un cingulum lingual, quoique léger, ceinture complètement le protocône.

La molaire supérieure des nyctithériudés anciens, comme *Leptacodon*, pourrait aisément dériver d'une forme semblable au fossile de l'Alberta. Cette évolution impliquerait la disparition des faibles cuspides stylaires et du cingulum lingual, une légère réduction du lobe du parastyle, et une faible extension du postcingulum.

Source : MNHN, Paris

L'euthérien campanien de l'Alberta se présente donc comme un ancêtre très plausible des insectivores érinacéomorphes. Cette hypothèse exige toutefois une réserve de principe, compte tenu de la restriction de l'information à la seule morphologie des molaires supérieures.

5. Conclusion.

Ainsi qu'il est admis par la plupart des auteurs, *Leptacodon* est un nyctithère suffisamment généralisé pour représenter, dès le Paléocène moyen, un stade ancien, sinon ancestral, des Lipotyphla. D'autre part, il dérive lui-même d'une souche proteuthérienne semblable par la morphologie dentaire au *Gypsonictops* maestrichtien, ou à l'euthérien campanien décrit pas Fox (*op. cit.*). Il apparaît dès lors que les nyctithères se laissent malaisément ranger, comme propose Butler (1972), parmi les soricomorphes.

Les catégories sous-ordinales Erinaceomorpha et Soricomorpha peuvent être envisagées comme des stades d'organisation — grades structuraux — inégalement avancés des Lipotyphla. Les nyctithères semblent naturellement et logiquement appartenir, avec les adapisoricidés dont ils sont structuralement très proches, au grade primitif des érinacéomorphes, nécessairement précurseur de celui des soricomorphes évolués.

A l'opposé de cette interprétation, et si l'on se place dans une optique résolument hennigienne, on peut présumer comme Butler (1972) que les érinacéomorphes et les soricomorphes résultent d'une dichotomie initiale des Lipotyphla, documentée au stade le plus ancien par les adapisoricidés (*Adapisorex*) d'une part, et les nyctithériidés (*Leptacodon*) d'autre part. Dans cette hypothèse, le genre *Leptacodon* ne peut plus être considéré comme ancestral pour l'ensemble des Lipotyphla, mais seulement comme un soricomorphe. En outre, certaines des espèces attribuées à *Leptacodon* (comme *L. ladae*) ne conviennent pas dans cette perspective.

Cette position revient en l'occurrence à n'accorder de signification qu'aux tendances évolutives — à ce stade peu explicites — à négliger à leur sujet la possibilité de convergence, et à négliger d'autre part l'évidence d'un état structural principalement primitif chez les nyctithéridés.

Nyctithéridés de l'Éocène supérieur d'Angleterre.

L'étude récente de Cray (1973) fait connaître quelques spécimens de nyctithéridés provenant des Headon Beds, de Headon Hill (Ile de Wight) et de Hordle Cliff (Hampshire). La faune des Headon Beds appartient au Ludien inférieur. Cray (*op. cit.*, p. 95) insiste sur la similarité des faunes mammaliennes des Lower et Upper Headon Beds, et confirme la corrélation de cet ensemble avec le classique horizon d'Euzet-les-Bains.

Les nyctithères des Headon Beds sont répartis par Cray en deux genres, *Scraeva* et *Arvaldus*, et trois espèces. Pour deux d'entre elles (*S. hatherwoodensis* et *A. stintoni*), le matériel se réduit à l'holotype, et cinq spécimens sont disponibles pour la troisième (*S. woodi*). Il s'agit dans tous les cas d'éléments de la denture inférieure (fragments de mandibules ou dents isolées). Ces fossiles présentent une ressemblance générale indiscutable avec les nyctithériidés nyctithériinés, notamment *Saturninia*. Les trois formes décrites par Cray diffèrent cependant de *Saturninia* et des autres nyctithériinés par le même caractère remarquable : la nette présence d'un mésoconide sur la crête oblique des molaires inférieures. Ce caractère commun et particulier des nyctithériinés des Headon Beds semble témoigner d'un degré étroit de leur parenté, et de leur séparation d'avec les autres nyctithères européens contemporains, représentés par les différentes espèces du genre *Saturninia*.

Faute d'un matériel quantitativement suffisant, Cray n'a pu prendre la mesure de la variabilité morphologique des nyctithères des Headon Beds. Nombre d'arguments allégués par cet auteur pour justifier des distinctions d'ordre générique ou spécifique (faibles différences dans la force et la position relatives des cuspides principales, dans le contour plus ou moins anguleux du trigonide et du talonide) relèvent simplement de la variabilité morphologique, d'après ce que montrent à ce sujet les autres nyctithères européens. La présence d'un mésoconide et son absence *constante* chez tous les *Saturninia*

Source : MNHN, Paris

représente en fait le seul élément recevable au titre de la distinction générique entre les nyctithères des Headon Beds et ce dernier genre.

D'autre part, Cray rappelle que Searles Wood (1846-47) a recensé et figuré, sous le nom nouveau de *Spalacodon*, un insectivore provenant de Hordle Cliff. La figure (Wood *op. cit.*, pl. 2, fig. 5) qui se rapporte à ce nom correspond typiquement à un nyctithère, dont la P_2 est biradiculée, la P_4 molariforme, les dents jugales formées de trigonides élevés et de talonides bassinés, et dont le foramen mentonnier s'ouvre au niveau de la racine postérieure de P_2. Au même animal paraît d'ailleurs pouvoir être rapporté le fragment de maxillaire portant trois dents jugales (P^4-M^2, dont P^4 molariforme) figuré sur la même planche (fig. 4 a-d), et désigné par Wood (p. 6) comme « small, insectivorous quadruped ». Le nom uninominal du groupe-genre, publié par Wood avant 1931, sans espèce nominale associée, mais accompagné d'une figuration explicite, ne semble pas pouvoir être récusé au titre de *nomen nudum*[9]. Ce nom resté inemployé pendant plus de cinquante ans après sa création (1846) représente plus exactement un *nomen oblitum*[10].

L'espèce *Arvaldus stintoni* CRAY, 1973 repose sur un spécimen unique, aux dents usées, étroitement semblable par ses dimensions et ses caractères morphologiques au spécimen unique, aux dents peu usées, représentant l'espèce *Scraeva hatherwoodensis* CRAY, 1973. Des différences comme la position légèrement plus reculée du métaconide par rapport au protoconide sur la P_4 du spécimen d'*Arvaldus*, ou la plus grande épaisseur du paraconide sur les molaires de ce dernier, ne peuvent représenter des éléments de distinction spécifique, et encore moins générique, en connaissance de la variabilité observée au sein des différentes espèces de *Saturninia*.

Une autre espèce de nyctithériiné des Headon Beds, sans caractères morphologiques particuliers dans sa denture inférieure, se différencie essentiellement de la précédente espèce par ses plus fortes dimensions.

Une systématique plus adéquate des nyctithériinés de l'Eocène supérieur des Headon Beds d'Angleterre semble pouvoir s'exprimer comme suit :

Genre *Scraeva* CRAY, 1973.

SYN. : *Spalacodon* WOOD, 1846-1847, *nomen oblitum*.

Arvaldus CRAY, 1973.

ESPÈCE-TYPE : *Scraeva hatherwoodensis* CRAY, 1973.

DIAGNOSE : nyctithériidé voisin de *Saturninia*, dont les molaires inférieures comportent un mésoconide.

DISTRIBUTION CHRONOLOGIQUE : Eocène supérieur (Ludien inférieur).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Angleterre.

Scraeva hatherwoodensis CRAY, 1973.

SYN. : *Arvaldus stintoni* n. sp. *in* Cray 1973, p. 45.

GISEMENT-TYPE : Headon Hill.

Scraeva woodi CRAY, 1973.

SYN. : *Spalacodon* (sp.) *in* Wood 1846-1847.

GISEMENT-TYPE : Hordle Cliff.

Le spécimen figuré par Wood n'a pas été retrouvé (Cray *op. cit.*, p. 37). Sa figure fournit cependant l'indication de dimensions correspondant à celles de la grande espèce *Scraeva woodi*, de même provenance.

Le genre *Scraeva* représente un rameau de nyctithériinés européens ayant fait séparément l'acquisition d'un caractère particulier de la denture jugale inférieure, mais restant vraisemblablement

9. Code international de Nomenclature zoologique, art. 11, 12.
10. *Ibid.*, art. 23 b.

Source : MNHN, Paris

proche, à tous autres égards, de *Saturninia*. A l'Eocène supérieur, la séparation des deux genres apparaît effective mais faible, comme un événement récent n'impliquant pas une évolution longuement indépendante.

Pour Sudre (1974), la particularité des nyctithères des Headon Beds ne fait que s'ajouter à d'autres éléments singularisant la faune mammalienne du Sud de l'Angleterre à l'Eocène supérieur, et faisant concevoir la notion de leur évolution endémique à cette période.

Extension chronologique ou genre *Saturninia*.

La diversité du genre *Saturninia*, qui correspond en pratique à celle des nyctithériinés européens, paraît atteindre son maximum pendant l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur. En ce qui concerne la différenciation et la diversification initiale du genre, forcément antérieures à cette période, la documentation est encore très indigente, et demande à être sérieusement complétée.

Les plus anciens fossiles européens rapportés à *Saturninia* proviennent du gisement cuisien du Mas de Cimel, Hérault (Cappetta *et al.* 1968). Encore s'agit-il de documents fragmentaires, ne pouvant donner lieu à une réelle certitude sur la présence du genre dans cette localité. Par contre quelques dents isolées, inédites, garantissent l'existence d'un petit *Saturninia* dans le gisement lutétien de Bouxwiller.

Contrairement à ce qui pouvait être envisagé préalablement d'après les premières informations (Stehlin 1940, Tobien 1971, Cray 1973), le genre *Saturninia*, et les nyctithéridés, se perpétuent en Europe au delà de la Grande Coupure faunistique de l'Oligocène inférieur. Un rapport préliminaire sur les nouvelles faunes oligocènes des phosphorites du Quercy (de Bonis *et al.* 1973, Tableau 2-2) montre la persistance du genre ou de formes apparentées dans certains gisements de l'Oligocène inférieur postérieur à la Grande Coupure (Aubrelong 1) et de l'Oligocène moyen (Mas de Cot, Itardies). Semblablement, la forme « Erinaceoidea indet. » de Pech Crabit, comme le « Talpidé gen. indet. » d'Herrlingen signalés respectivement par Crochet (1974, p. 136, pl., fig. 2) et Palmowski et Wachendorf (1966, pl. 15, fig. 2) illustrent clairement l'existence de nyctithéridés dans l'Oligocène moyen d'Europe.

Sous-famille Amphiozotheriinae n. subfam.

Type : *Amphidozotherium* Filhol, 1877.

Diagnose :

Nyctithéridés de faibles dimensions, à formule dentaire euthérienne généralisée, incisives inférieures inclinées en avant, dentelées (I_1), crénelées (I_2), ou prémolariformes unicuspides (I_3), sans développement privilégié de l'une d'elles. Canine inférieure prémolariforme, légèrement plus grande que les autres unicuspides. Prémolaires inférieures médianes réduites, notamment P_3, et tendant à ne conserver qu'une racine. P_4 et P^4 à structure molariforme légèrement atténuée. Morphologie des dents jugales semblable à celle des nyctithériinés, sauf par la nette réduction de M_3. Jugales supérieures (sauf M^3) à crête métastylaire développée et rebord labial postérieur élargi en forme d'aile, légère tendance dilambdodonte, précingulum absent, conules pourvus de leurs crêtes internes, talon postéro-lingual allongé, hypocône faible ou indistinct. Foramen mentonnier généralement situé au niveau de P_3. Canal infra-orbitaire relativement long et étroit. Foramen lacrymal en relation avec le bord de l'orbite.

Distribution stratigraphique et géographique : Oligocène inférieur (Ludien supérieur) d'Europe occidentale (France).

Genre *Amphidozotherium* Filhol, 1877.

Espèce-type : *Amphidozotherium cayluxi* Filhol, 1877, des phosphorites du Quercy (« Caylux »).

Source : MNHN, Paris

DIAGNOSE :

Amphidozothériiné relativement grand. P_3 très réduite, uniradiculée. Molaires inférieures à crête oblique ascendante en relief adouci, hypoconulide médian, net bourrelet postéro-labial. Petite M_3 à talonide étroit et court, sans entoconide ni hypoconulide différenciés.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : celle de l'unique espèce.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : celle de l'unique espèce.

Amphidozotherium cayluxi FILHOL, 1877.
(Fig. 95-98).

SYN. *Amphidozotherium Cayluxi in* FILHOL 1877, p. 48 ;
p.p. Amphidozotherium Cayluxi FILHOL *in* Schlosser 1887, p. 130 ;
non *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* FILHOL *in* Viret 1929, p. 42 ;
Amphidozotherium cf. *cayluxi in* de Bonis *et al.* 1973, p. 108 ;
Amphidozotherium cayluxi FILHOL *in* Crochet 1974, p. 130.

DIAGNOSE : celle du genre.

TYPE : (MNHN) QU 8687, fragment d'hémimandibule droite montrant partiellement l'alvéole de la canine, P_1-P_2 et P_4-M_3 (P_3 ayant été perdue ultérieurement à la figuration du spécimen par Filhol, *op. cit.*, pl. 2, fig. 9-11).

MATÉRIEL : cf. mensurations (Tableaux 32-34, p. 138-140).

GISEMENT-TYPE : inconnu (phosphorites du Quercy, région de Caylus).

AUTRES GISEMENTS : Escamps, Sindou D.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Oligocène inférieur (Ludien supérieur).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Europe occidentale (France).

Amphidozotherium cayluxi fut initialement décrit d'après la portion C-M_3 de la rangée dentaire inférieure, soit que Filhol (*loc. cit.*) ait disposé de plus de spécimens que le seul dont il fait état, soit que celui-ci ait été endommagé avant d'être représenté. Ultérieurement, Schlosser (1887, pl. 3, fig. 42, 45, 54-55) figura une rangée inférieure plus complète, avec I_2-M_3. Ce dernier auteur attribua le genre aux talpidés, et lui rapporta des éléments squelettiques de talpidés provenant des phosphorites. L'attribution d'*Amphidozotherium* aux talpidés fut retenue dans plusieurs travaux ultérieurs (Viret 1929, Simpson 1945, Saban 1954, 1958). Lavocat (1951) restitua à *Geotrypus*, vrai talpidé, les éléments (mandibule de Coderet, humérus des phosphorites) attribués à *Amphidozotherium*, rapprocha ce dernier d'un soricidé d'Auvergne (*Mysarachne*) connu d'après les seules indications de Pomel, et fit état pour *Amphidozotherium* de documents inédits des phosphorites. Sans argumentation particulière, Van Valen (1967) attribua *Amphidozotherium* aux adapisoricidés créotarsinés, suivi récemment par Clemens (1973, p. 39), qui nota la ressemblance d'*Amphidozotherium* et d'*Amphilemur* HELLER, 1935. Pour Crochet (1974, p. 130), *A. cayluxi* est un érinacémorphe certainement distinct des adapisoricidés européens. Ce dernier auteur augmente la documentation par certains spécimens inédits des anciennes collections, et par quelques pièces provenant du remplissage de Sindou D, précisant ainsi la distribution chronologique du genre. D'après les données actuelles, la faune de Sindou D paraît se situer plutôt dans l'Oligocène inférieur (niveau d'Escamps-Rosières) que dans l'Eocène supérieur.

Les nouveaux documents disponibles, provenant essentiellement d'Escamps[11], complètent parfaitement la connaissance de la mandibule et de la rangée inférieure d'*Amphidozotherium*, et autorisent une certaine appréciation de la variabilité dans la morphologie dentaire. Ils fournissent en outre une information sur la denture jugale supérieure, jusqu'ici tout à fait ignorée.

11. Thevenin (1903, p. 11) avait signalé le genre dans la faune d'un remplissage phosphaté d'Escamps, probablement le même que celui où les nouveaux fossiles ont été obtenus.

Source : MNHN, Paris

OBSERVATIONS.

Dentaire (Fig. 95).

Les spécimens ECA 30 et 31[12] laissent observer l'os dentaire dans sa totalité. La branche horizontale est relativement robuste, peu effilée en avant. Le foramen mentonnier s'ouvre généralement au niveau de la P_3, parfois au niveau de la racine antérieure de P_4. La région symphysaire s'étend obliquement vers l'arrière jusqu'au niveau de P_2. Sur la branche montante, la hauteur du processus coronoïde atteint la longueur de la rangée dentaire P_4-M_3. La crête antérieure du processus est très

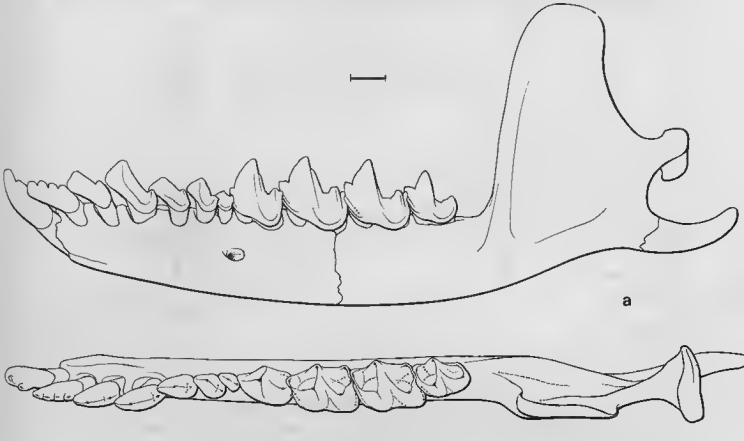

FIG. 95. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL; Escamps, ECA 30 : hémimandibule gauche, I_3-M_3 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 10.

redressée, subverticale, le sommet arrondi. L'échancrure sigmoïde forme une concavité peu profonde. La fosse massétérique apparaît bien creusée, limitée en bas par l'épaississement inférieur de la branche montante. La face interne du processus coronoïde est plane. La crête ptérygoïdienne se marque par un épaississement à son origine antérieure, et s'estompe dans la région postérieure. Le foramen dentaire s'ouvre à proximité de l'échancrure sigmoïde inférieure. Le processus angulaire, allongé, effilé, caréné au-dessus du bord inférieur de sa face interne, s'incurve vers le haut et légèrement vers l'intérieur. Le condyle, dépassant quelque peu le niveau du sommet des dents, forme une surface articulaire plus complexe que chez *Saturninia*, mais unique : l'ensemble correspond grossièrement à un cylindre d'axe oblique vers le bas et l'intérieur. La surface supérieure est élargie du côté externe, la surface inférieure du côté interne.

12. La fouille de juillet 1972 à Escamps A, accomplie dans des conditions méritoires, a livré à Mme M. Vianey-Liaud une hémimandibule gauche complète (ECA 30) accolée *en place* à l'hémimandibule droite légèrement endommagée du même individu (ECA 31).

Source : MNHN, Paris

Rangée dentaire inférieure (Fig. 95-96).

Les trois incisives, inclinées en avant, diffèrent entre elles par leur morphologie. La première est plus longue et plus haute que les autres. Effilée en vue latérale, elle possède une face inféro-labiale bombée. Sa face supérieure forme une palette allongée, déversée du côté lingual, délimitée à l'avant par la pointe principale et du côté labial par une denture accessoire unique. La dent isolée de Sindou D décrite comme I_1 par Crochet (1974, p. 132) a une couronne quelque peu différente, plus dentelée, et pourrait, soit ne pas appartenir à *Amphidozotherium cayluxi*, soit impliquer une variabilité assez importante de I_1.

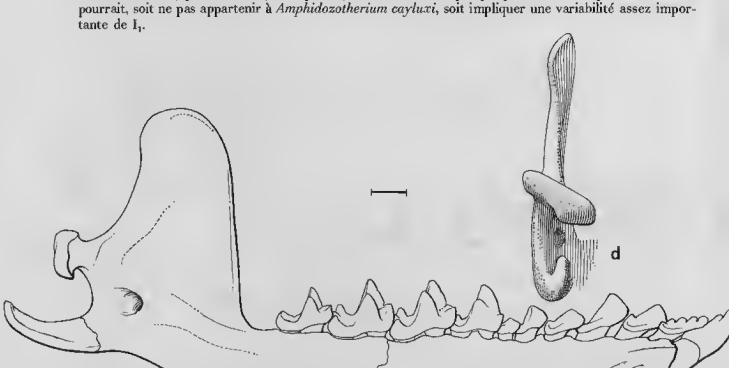

FIG. 95. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL; Escamps, ECA 30; hémimandibule gauche, I_1-M_3 en place. c : vue linguale; d : vue postérieure. × 10

I_2 a une couronne projetée en avant, élargie en arrière, au flanc labial légèrement bombé, au flanc lingual épaissi basalement. La crête longitudinale forme quatre dentelures semblables, alignées et resserrées.

I_3, également projetée en avant, élargie en arrière, a un flanc labial légèrement bombé et un flanc lingual épaissi basalement, comme I_2. La principale cuspide est antérieure; la crête longitudinale aboutit à une cuspule postérieure.

La canine, implantée moins obliquement que les incisives, a une couronne morphologiquement semblable à celle de I_3, mais plus longue et plus haute.

Les éléments postérieurs à la canine, connus d'après les descriptions antérieures, notamment celle de Crochet (*loc. cit.*) seront surtout considérés ici sous l'angle de la variabilité.

P_1, P_2 et P_3, uniradiculées, ont des couronnes projetées en avant, morphologiquement identiques à celles de I_3 et de la canine, l'avant de chacune recouvrant partiellement la partie postéro-linguale de la précédente. P_1 a des dimensions proches de celles de I_3. P_2 est plus courte, et P_3 est très petite et très basse. On peut cependant observer, sur une même rangée, des P_2 et P_3 de dimensions semblables (ECC145, Fig. 96).

Source : MNHN, Paris

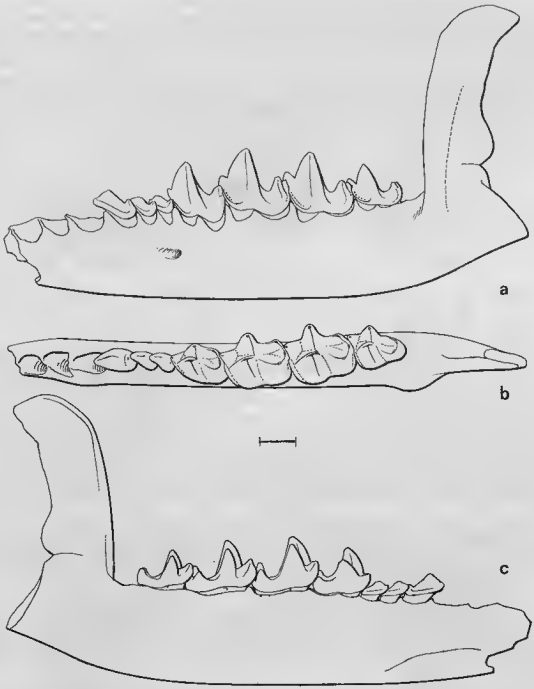

FIG. 96. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL ; Escamps, ECC 145 : fragment d'hémimandibule gauche, alv. I_1-C ; P_1-M_3 en place. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 10.

La P_4, biradiculée et sub-molariforme, témoigne d'une certaine variabilité dans l'état de différenciation du paraconide et du métaconide. Le paraconide peut constituer une cuspide basse et antérieure, ou ne guère se distinguer de l'extrémité de la crête antérieure du protocône. Le métaconide peut n'apparaître que comme un ressaut de la crête postéro-linguale du protoconide, ou former un sommet bien distinct, de toutes façons très inférieur à celui du protoconide. Le bourrelet antéro-labial

Source : MNHN, Paris

manque ou se différencie de façon infime. Sur le talonide, dont le bassin est moyennement long et large, la seule cuspide constante est l'hypoconide. La crête oblique se marque inégalement suivant les spécimens ; elle s'élève quelquefois vers le métaconide. L'hypoconulide et l'entoconide se différencient faiblement ou pas du tout ; l'entocristide est généralement peu soutenue. Un bourrelet postéro-labial peut exister.

Un spécimen (ECA 25) comporte un trigonide semblable à celui qui vient d'être décrit pour la P_4, et un bassin talonidien large, avec une crête oblique ascendante, trois cuspides bien différenciées, et un net bourrelet postéro-labial. Cette dent correspond vraisemblablement à une DP_4.

FIG. 97. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL ; Escamps, ECA 25 : DP_4 droite. a : vue labiale ; b : vue occlusale ; c : vue linguale. × 20.

M_1, M_2.

Ces dents ont une morphologie assez traditionnelle de molaires d'érinacéomorphes archaïques. Le trigonide de M_1 est sensiblement plus long et moins large que celui de M_2. Le paraconide, très variable, constitue soit une cuspide pyramidale sub-triangulaire, soit une sorte de bec plus ou moins épais. Une particularité semble résider dans le pincement transversal souvent marqué de la crête verticale antérieure du paraconide. Le bourrelet antéro-labial est généralement bien marqué. La crête oblique du talonide se prolonge habituellement vers le sommet du métaconide, sans former un relief aussi net qu'on peut l'observer chez *Saturninia*. Les cuspides postérieures sont bien constituées, l'hypoconulide en légère saillie postérieure et généralement médian, parfois sub-lingual. L'entocristide, largement indentée, est peu soutenue. Un pincement antéro-postérieur plus ou moins prononcé de l'hypoconide accompagne la présence d'un net ou fort bourrelet postéro-labial, caractéristique.

M_3.

La dernière molaire se caractérise par sa réduction assez importante. Le paraconide reste cependant aussi développé que sur les molaires antérieures. Comme sur ces dernières, la crête oblique se prolonge vers le métaconide. Le talonide forme un bassin court et très étroit, et ses cuspides se différencient très faiblement ; l'hypoconide restant souvent seul distinct.

Rangée dentaire supérieure (Fig. 98-100).

Du gisement d'Escamps, qui a livré plusieurs rangées inférieures plus ou moins complètes et quelques molaires inférieures isolées d'*Amphidozotherium cayluxi*, proviennent également quelques dents jugales supérieures qui, d'après leur morphologie et leur ordre de grandeur, doivent être rapportées à la même espèce.

P^4.

Un seul spécimen (ECA 28), dont le parastyle est cassé, renseigne sur cette dent, assez semblable à la P^4 de *Saturninia*. Le paracône est élevé, puissant, conique. Sur sa crête postérieure, le métacône se différencie assez faiblement, comme un simple ressaut. La crête se prolonge au-delà en direction labiale-postérieure. Un rebord léger longe le bord labial. Dans la région postérieure, ce dernier se développe en un plan oblique assez étendu, en forme d'aile. Un paracomule léger se différencie sur la préprotocrista. La postprotocrista s'estompe rapidement. Aucun précingulum n'est observable. Le talon postéro-lingual, étendu, arrondi, est bordé par un rebord continu, qui s'élève du côté lingual en un faible hypocône.

Source : MNHN, Paris

M^1, M^2.

Trois spécimens (ECA 13, 27 et 29) correspondent à des molaires antérieures (M^1 ou M^2). Le parastyle forme une saillie triangulaire saillante en avant, faiblement cuspidée, sans liaison avec le paracône. Ce parastyle se développe vraisemblablement davantage sur M^1 que sur M^2. Les cuspides externes sont élancées, coniques, le métacône moins élevé que le paracône. Leurs crêtes médiales se rejoignent avec une légère obliquité du côté labial. La crête métastylaire est longue, dirigée vers l'arrière et l'extérieur, sub-rectiligne ou faiblement concave en dehors. Le bord labial, longé d'un rebord, forme extérieurement à la crête métastylaire un large plan oblique comme sur P^4. La préprotocrista et la postprotocrista, rejoignant respectivement le parastyle et l'extrémité métastylaire, déterminent de larges rebords antérieur et postérieur. Elles portent un paraconule et un métaconule nets, peu forts, pourvus chacun de sa crête interne, celle du paraconule pouvant manquer. Le protocône apparaît pincé. Le précingulum manque, ou n'est que faiblement esquissé. Le talon, étendu, arrondi, pourvu d'un rebord, porte lingualement un hypocône net, généralement faible.

M^3.

La dernière molaire n'est pas représentée dans le matériel recueilli. La réduction de M_3 suggère une réduction assez importante de M^3.

MENSURATIONS : cf. Tableaux 32-34, p. 138-140.

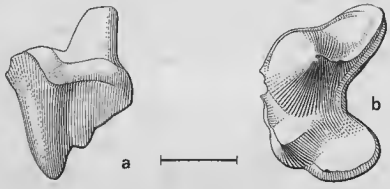

FIG. 98. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL; Escamps, ECA 28 : P^4 gauche. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

FIG. 99. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL; Escamps, ECA 29 : M^1 ou ^{2} gauche. Vue occlusale. × 20.

FIG. 100. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL; Escamps, ECA 13 : M^1 ou ^{2} gauche. Vue occlusale. × 20.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION.

Affinités d'*Amphidozotherium*.

Amphidozotherium et *Saturninia* ont en commun un certain nombre de caractères traduisant leur appartenance à un même grand groupe d'érinacéomorphes archaïques. Ces ressemblances apparaissent avec netteté dans la morphologie dentaire jugale : les couronnes des molaires inférieures et supérieures des deux genres ont le même plan d'organisation, les mêmes proportions internes, et des éléments particuliers communs comme la présence d'une crête oblique ascendante sur les molaires inférieures, d'un grand talon postéro-lingual arrondi sur les molaires supérieures. La morphologie coronaire des unicuspides inférieures reproduit chez *Saturninia* comme *Amphidozotherium* un schéma primitif identique. De même encore, la I_2 de *Saturninia* (cf. *ante*, p. 16) et celle d'*Amphidozotherium* possèdent une couronne semblablement développée et crénelée.

Ces points communs, toutefois, ne suffisent pas à dissimuler un assez grand nombre de différences. Par rapport à celle de *Saturninia* et des autres nyctithériinés, la série des prémolaires inférieures d'*Amphidozotherium* traduit une nette évolution par réduction du système radiculaire (puisque seule P_4 est biradiculée, au lieu de P_2, P_3 et P_4), ainsi que par réduction notable des dimensions générales, suivant un gradient croissant de P_1 jusqu'à P_3.

La canine inférieure d'*Amphidozotherium* reste par contre relativement plus forte qu'elle ne l'est chez *Saturninia*. Elle apparaît cependant réduite par rapport à celle d'un nyctithériidé ancestral comme *Leptacodon*.

La P_4 d'*Amphidozotherium* est moins molariforme que celle de *Saturninia* : ses paraconide et métaconide, moins nettement différenciés, font apparaître le trigonide plus ouvert lingualement et plus simple. Sur le talonide, le bassin et les cuspides postérieures sont en général moins distinctement formés.

Les M_1 et M_2 d'*Amphidozotherium* ont un caractère parfois rencontré, mais jamais aussi net, chez *Saturninia* : la présence d'un bourrelet postéro-labial.

La M_3 d'*Amphidozotherium* est particulière du fait de sa forte réduction. Le talonide, apparaît beaucoup plus court et plus étroit que chez *Saturninia* et les nyctithériinés, et ses cuspides ne sont pas distinctement différenciées comme chez ces derniers.

La P^4 d'*Amphidozotherium* semble légèrement régressée, par moindre différenciation du métacône, par rapport à celle de *Saturninia* et des nyctithères. Son hypocône est faiblement développé comme chez *Leptacodon*.

Comme celles de *Nyctitherium*, les molaires supérieures d'*Amphidozotherium* témoignent d'une légère tendance dilambdodonte, probablement généralisée à l'intérieur du genre, alors que la même tendance n'affecte que certaines espèces chez *Saturninia*. Le parastyle forme chez *Amphidozotherium* une saillie apparemment plus développée vers l'avant que chez *Saturninia*. La partie postérieure du bord labial semble prendre une plus grande extension chez *Amphidozotherium*. Le précingulum, fréquemment observé chez les nyctithères, n'est pas différencié chez ce dernier genre, et l'hypocône n'a qu'un faible développement.

L'ensemble de ces différences, et particulièrement la réduction des prémolaires médianes, la structure moins molarisée des P_4 et P^4, la réduction de M_3, font apparaître *Amphidozotherium* comme une forme nettement évoluée par comparaison à *Saturninia* et aux nyctithériinés, et ne pouvant être rangée à l'intérieur de ce groupe homogène. La présence chez *Amphidozotherium* d'une canine inférieure plus forte que les autres unicuspides, la faiblesse de l'hypocône, semblent exclure la dérivation du genre depuis un *Saturninia* éocène. Par contre, la différenciation du rameau représenté à l'Oligocène inférieur par *Amphidozotherium* pourrait s'être produite à partir d'une forme plus généralisée, à canine inférieure relativement forte et sans hypocône nettement développé, comme par exemple le genre *Leptacodon*.

Ainsi qu'on l'a précédemment signalé, *Amphidozotherium* a été placé par Van Valen (1967), sans argumentation, dans le groupe assez vaste et encore mal défini des adapisoricidés. Celui-ci, entendu ici à l'exclusion des géolabididés et des nyctithéridés, correspond à l'ensemble des genres récemment considérés par Clemens (1973, p. 37-40) au titre des adapisoricinés et des créotarsinés. Ce groupe est

Source : MNHN, Paris

représenté en Amérique du Nord, en Europe et en Asie, et sa distribution chronologique va du Paléocène moyen jusqu'à l'Oligocène supérieur.

La confrontation des caractères d'*Amphidozotherium* et de ceux des adapisoricidés est désormais possible sur la base d'une meilleure documentation[13].

Sur l'os dentaire, le foramen mentonnier occupe une position semblable chez *Amphidozotherium* et les adapisoricidés.

Exception faite de P_1 uniradiculée, les prémolaires inférieures de ces derniers, comme celles des nyctithériidés, diffèrent de celles d'*Amphidozotherium* par la possession de deux racines. Les dimensions de ces dents s'accroissent régulièrement vers l'arrière, sauf chez quelques adapisoricidés évolués qui ont une P_3 réduite et monoradiculée.

La P_4 des adapisoricidés ressemble à celle d'*Amphidozotherium* par une structure molariforme atténuée, comportant un paraconide peu développé, un métaconide nettement inférieur au protoconide, un talonide dont le bassin est plus court et plus étroit que chez les nyctithériidés, et où l'hypoconide est la seule cuspide constante.

Les molaires inférieures des adapisoricidés présentent le même schéma général que celles d'*Amphidozotherium*. Elles diffèrent cependant de celles-ci par plusieurs aspects. Chez les adapisoricidés, le trigonide est relativement moins élevé ; la crête oblique ne se prolonge pas sur la paroi postérieure du trigonide ; le talonide et son bassin ont une plus grande largeur relative : la posteristide, en particulier, atteint une grande longueur : l'hypoconide n'a pas l'aspect pincé observé chez *Amphidozotherium* ; l'entoconide est fort, aussi élevé ou plus élevé que l'hypoconide.

La M_3 des adapisoricidés se montre nettement moins réduite que celle d'*Amphidozotherium*. Ses dimensions restent plus proches de celles de M_1 et M_2, et son talonide comporte un bassin large et long, avec des cuspides postérieures bien différenciées, notamment un hypoconulide formant un lobe postérieur comme chez *Saturninia*.

La P^4 présente chez les adapisoricidés une morphologie plus ou moins molariforme. Le métacône, distinct chez les formes primitives, manque chez les formes évoluées ; les conules ne sont pas différenciés. La P^4 d'*Amphidozotherium* apparaît en comparaison assez primitive, par la conservation d'un métacône rudimentaire et d'un paraconule.

Les molaires supérieures antérieures ont chez les adapisoricidés un contour généralement plus rectangulaire que celles d'*Amphidozotherium*, par le fait d'un moindre étranglement antéro-postérieur au niveau médian. Aucune tendance dilambdodonte ne se manifeste chez les adapisoricidés. Les formations stylaires sont réduites ou absentes chez ces derniers, alors qu'un assez fort massif parastylaire, portant une cuspule, se développe chez *Amphidozotherium*. Les conules, relativement plus forts chez les adapisoricidés, se trouvent davantage éloignés du protocône chez ceux-ci qu'ils ne le sont chez *Amphidozotherium*. Le talon postéro-lingual s'étend bien davantage chez ce dernier, et l'hypocône occupe une position nettement plus basse.

En définitive, si *Amphidozotherium* montre un certain nombre de ressemblances avec des adapisoricidés, tout au moins certains adapisoricidés évolués comme *Amphilemur*, en particulier dans la régression avancée de la série des prémolaires inférieures médianes, dans la structure molariforme atténuée de P_4, ces ressemblances apparaissent plutôt comme le résultat d'une convergence évolutive. En effet, le type de dents jugales inférieures et supérieures présenté par *Amphidozotherium* s'apparente beaucoup plus nettement à la morphologie observée chez *Saturninia* et les nyctithériinés. Ce fait correspond vraisemblablement à la différenciation du rameau d'*Amphidozotherium* à partir d'un stade nyctithériidé généralisé.

Ainsi qu'on l'a vu cependant, *Amphidozotherium* témoigne d'une évolution trop importante pour pouvoir être intégré à l'ensemble homogène et plutôt archaïque des nyctithériinés. Il semble dès lors nécessaire de recourir à la notion d'un groupe restreint de nyctithériidés évolués, différencié pendant l'Eocène, au plus tard à l'Eocène supérieur, qui ne se manifesterait pas en Europe avant l'Oligocène

13. L'aide de M. D. E. Russell a considérablement facilité cette comparaison : d'abord par le prêt de nombreux moulages d'adapisoricidés nord-américains et européens, ensuite par la communication d'un inventaire des caractères des adapisoricidés, issu des travaux de M. Russell sur ce groupe, en cours pendant la rédaction du présent mémoire, et paru pendant son impression (Russell D. E., Louis P., Savage D. E., 1975, *Bull. Mus. Nat. Hist.*, (3) 327, Sc. Terre 45 : 129-194, 7 pl.).

Source : MNHN, Paris

inférieur. Ce groupe peut être envisagé comme un ensemble sous-familial, celui des amphidozothériinés, distinct de celui des nyctithériinés.

Le genre *Amphidozotherium* n'a pas été rencontré dans des niveaux oligocènes postérieurs à la Grande Coupure, et cela pourrait correspondre à sa disparition relativement rapide de la faune européenne.

La persistance des amphidozothériinés paraît toutefois assurée, dans l'Oligocène inférieur postludien, par un autre genre récemment décrit par Crochet (1974, p. 136) sous le nom de *Darbonetus*. Cette forme est actuellement connue par trois fragments de mandibules, un fragment édenté, un autre montrant P_4, le troisième P_3-M_3, provenant tous du remplissage d'Aubrelong 1 (phosphorites du Quercy). Les ressemblances avec *Amphidozotherium* résident dans la position du foramen mentonnier, sous P_3, dans la réduction des prémolaires (P_2 est uniradiculée, P_3 encore biradiculée mais très petite), dans la structure molariforme atténuée de P_4, dans le caractère ascendant de la crête oblique de M_1 et M_2 et la présence sur ces dents d'un bourrelet postéro-labial, et dans la forte réduction de M_3, dont le bassin talonidien est court et très étroit, sans développement privilégié de l'hypoconulide comme chez les nyctithériinés.

Crochet (*op. cit.*, p. 138) rapproche d'ailleurs *Darbonetus* d'*Amphidozotherium*, et le place avec ce dernier genre dans un même groupe sous-familial indéterminé d'érinacéomorphes.

Darbonetus semble représenter, à côté d'*Amphidozotherium*, une lignée d'amphidozothériinés légèrement moins évoluée, persistant semble-t-il plus longtemps dans la faune européenne.

Allochtonie des Amphidozothériinés.

Amphidozotherium cayluxi est assez bien représenté dans la faune d'Escamps. Parmi les documents de Sindou D attribués à *A. cayluxi* par Crochet (*loc. cit.*), le spécimen SDD 1418, une molaire inférieure isolée, garantit la présence de l'espèce dans la faune de ce gisement, approximativement contemporaine de la précédente. Aucun gisement d'âge antérieur, y compris les riches remplissages de Perrière et de Malpérié, n'a livré de documents référables à *Amphidozotherium*. Dans les niveaux de l'Eocène supérieur, la seule forme comparable par ses dimensions à *A. cayluxi* est *Saturninia beata*, morphologiquement bien distincte.

La non représentation d'*Amphidozotherium* et d'amphidozothériinés dans les niveaux antérieurs à ceux de l'Oligocène inférieur suggère assez fortement l'hypothèse de l'absence du groupe en Europe occidentale pendant cette période. Le cas d'*Amphidozotherium* peut dès lors être rapproché de celui de certains autres mammifères qui semblent apparaître dans la faune européenne au même moment : les artiodactyles cainothériidés et *Anoplotherium*, souvent considérés — faute de mieux, mais sans arguments décisifs — comme des immigrants asiatiques.

A titre d'hypothèse actuellement nécessaire, les amphidozothériinés peuvent être envisagés comme des témoins de cette vague restreinte d'immigration faunique, antérieure à celle qui marque la Grande Coupure de l'Oligocène inférieur. Dans la logique de ce schéma paléobiogéographique, la différenciation et une première diversification des amphidozothériinés se seraient faites ailleurs qu'en Europe occidentale : dans un territoire géographiquement séparé, peut-être oriental ou nordique, peut-être d'étendue relativement restreinte, des nyctithériidés primitifs, du type *Leptacodon*, auraient subi pendant l'Eocène une évolution endémique ayant conduit aux types *Darbonetus* et *Amphidozotherium*. Les amphidozothériinés n'auraient pénétré en Europe occidentale qu'au début de l'Oligocène inférieur, grâce à l'établissement d'une communication terrestre adéquate.

Amphidozotheriinae indet. 1

Une forme particulière est attestée dans le gisement d'Escamps par quelques spécimens, notamment un fragment de maxillaire droit portant P^4-M^1.

OBSERVATIONS.

Maxillaire (Fig. 101).

Le spécimen ECA 9 permet d'observer certaines structures intéressantes de la région maxillaire. Le canal infra-orbitaire s'ouvre au niveau de P^4. Il apparaît plus long et plus étroit que chez *Satur-*

Source : MNHN, Paris

ninia. Comme chez ce dernier genre, un petit canal communiquant avec les fosses nasales s'ouvre dans la paroi du foramen infra-orbitaire. Au-dessus et en arrière de ce dernier, dans l'angle antérieur du bord de l'orbite, et séparé de celle-ci par une courte zone échancrée, se trouve le foramen lacrymal, dont l'ouverture est assez grande. La position de ce foramen, en relation avec le bord de l'orbite, représente une structure archaïque chez les Lipotyphla, que l'on observe par exemple chez les érinacéidés actuels.

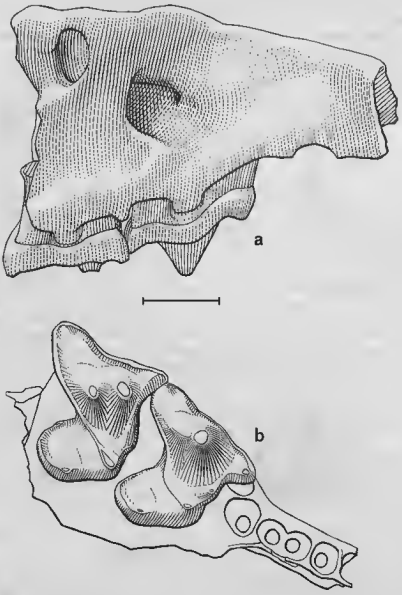

FIG. 101. — Amphidozothériiné indet. 1; Escamps, ECA 9 : fragment de maxillaire droit, alv. P^1-P^3; P^4-M^1 en place. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

Denture (Fig. 101-102).

Le même spécimen ECA 9 conserve en avant de P^4 cinq alvéoles vides. Les deux qui précèdent P^4, séparés par une paroi mince et relativement élevée, échancrée au sommet, correspondent à la P^3. Les deux précédents, également séparés par une paroi élevée et échancrée, correspondent semble-t-il à la P^2, et l'alvéole antérieur partiellement conservé correspond à la P^1.

Source : MNHN, Paris

P^4.

Cette dent possède un fort parastyle, saillant en avant et cuspidé. En arrière du paracône puissant, conique, le métacône se différencie peu distinctement, et l'usure suffit à l'effacer presque complètement. La crête postéro-labiale est longue, et extérieurement à elle le bord de la dent s'élargit notablement comme chez *Amphidozotherium*. Le préprotocrista porte un léger paraconule ; la postprotocrista se prolonge sans métaconule en direction de l'angle métastylaire. Le précingulum manque. Le talon postéro-lingual étendu, arrondi, est ceinturé par un rebord peu élevé, où l'hypocône ne se différencie presque pas.

Fig. 102. — Amphidozothériiné indet. 1 ; Escamps, ECA 26 : M^2 droite. Vue occlusale. × 20.

Fig. 103. — Amphidozothériné indet. 1 ; Lascours, LSC 3 : M^1 ou ^{2} droite. Vue occlusale. × 20.

M^1.

La première molaire comporte également un parastyle saillant en avant, sans cuspide marquée. L'usure du spécimen ECA 9 laisse discerner la direction légèrement labiale des crêtes médiales des paracône et métacône. La crête métastylaire, au relief effacé, atteint une grande longueur, et le bord labial postérieur est élargi, en forme d'aile. La préprotocrista porte un paraconule, mais aucun métaconule n'est distinct sur la postprotocrista. Le précingulum manque ; le talon est étendu, ceinturé légèrement comme celui de P^4, et l'hypocône se développe très faiblement.

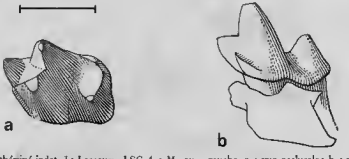

Fig. 104. — Amphidozothériné indet. 1 ; Lascours, LSC 4 : M, ou $_2$ gauche. a : vue occlusale ; b : vue labiale. × 20.

M^2.

Un spécimen isolé, endommagé (ECA 26) correspond semble-t-il à la M^2 de la même espèce. Les crêtes médiales des paracône et métacône ont une direction labiale. La crête métastylaire est moins longue que sur M^1 ; le bord labial postérieur apparaît assez largement évasé. La postprotocrista porte un métaconule développé, accompagné de sa crête interne. Le précingulum semble manquer. Sur le talon, étendu, arrondi et ceinturé, l'hypocône ne se différencie pratiquement pas.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ (Fig. 103-104).

Une molaire inférieure isolée (ECA 3) peut être dubitativement rapportée à la forme indéterminée décrite ci-dessus. Elle possède un paraconide laminaire, pointu en avant, un bourrelet antéro-

Source : MNHN, Paris

labial court et net. La crête oblique ne se prolonge pas sur la paroi postérieure du trigonide. Le talonide a un bassin court, limité postérieurement par une seule cuspide nette, l'hypoconide. L'hypoconulide sub-lingual et l'entoconide sont à peine discernables. Le bourrelet postéro-labial se réduit à un faible épaississement.

Le gisement stratifié de Lascours (Gard), dont la faune est approximativement contemporaine de celle d'Escamps, a livré de rares dents de nyctithérüdés. Le spécimen le plus caractéristique est une molaire supérieure droite (LSC 3), cassée dans la région du parastyle. Cette dent ressemble étroitement, par la taille et la morphologie, aux molaires supérieures décrites plus haut. Elle comporte une longue crête métastylaire, un paraconule et un métaconule nets, un talon étendu pourvu d'un faible hypocône, manifeste une légère dilambdodontie, et n'a pas de précingulum distinct.

Une M_1 ou M_2 gauche (LSC 4), qui semble correspondre à la même espèce, présente un paraconide crestiforme, peu élevé, une crête oblique non ascendante, un hypoconide pincé, un hypoconulide médian, un entoconide peu distinct rapproché du métaconide, un bourrelet postéro-labial. Une M_3 gauche (LSC 7), plus petite, et dont le talonide usé est mal observable, montre un trigonide resserré antéro-postérieurement, un talonide court au bassin relativement étroit.

MENSURATIONS : cf. Tableau 35, p. 140.

DISCUSSION.

D'après les caractères observés, cet ensemble de documents — et surtout les molaires supérieures — indique l'existence au niveau d'Escamps d'une forme assez proche d'*Amphidozotherium cayluxi*, et de plus faible taille. Les ressemblances avec *Amphidozotherium* tiennent dans la légère dilambdodontie, dans le développement d'un lobe métastylaire sur P^4 et M^1, dans l'absence de précingulum et la faiblesse de l'hypocône. La biradiculie de P^3 correspond assez probablement à une certaine réduction des prémolaires inférieures médianes. Cependant, l'absence de documentation plus complète et plus fiable concernant la denture inférieure de cette forme de l'Oligocène inférieur ne permet pas de bien apprécier son degré de parenté avec *Amphidozotherium* ou *Darbonetus*.

Les dimensions correspondraient assez bien à celles de *D. aubrelongensis* CROCHET, 1974. Mais d'une part les dents supérieures de cette dernière forme ne sont pas connues, et d'autre part la M_3 de Lascours (LSC 7), si elle appartient bien à l'espèce considérée dans cette rubrique, a un talonide moins réduit que sur le type de l'espèce d'Aubrelong 1.

Dans l'attente d'informations supplémentaires, il semble préférable de placer ce fossile d'Escamps et Lascours dans le groupe des amphidozothériinés, sans le déterminer de façon plus précise. Il n'en apparaît pas moins que les amphidozothériinés, dès le moment où ils se manifestent en Europe, constituent un groupe diversifié. Cette constatation soutient évidemment l'hypothèse de leur origine allochtone (cf. *ante*, p. 88).

Une autre indication importante fournie par ce matériel réside dans l'évidence de la structure érinacéomorphe du maxillaire des nyctithérüdés amphidozothériinés, en considération de la forme relativement longue et étroite du canal infra-orbitaire et de la position du foramen lacrymal chez l'espèce qui vient d'être décrite.

Amphidozotheriinae indet. 2.

Le gisement d'Escamps recèle un autre nyctithérüdé, représenté seulement par deux spécimens.

OBSERVATIONS (Fig. 105-106).

Un fragment de maxillaire gauche portant P^4-M^1 (ECA 2) permet d'observer les alvéoles des prémolaires médianes. Les deux alvéoles qui précèdent P^4 sont séparés par une cloison élevée, et correspondent clairement à une P^3 biradiculée. De même, une cloison élevée sépare les deux alvéoles antérieurs, qui correspondent à une P^2 biradiculée.

P^4, sensiblement plus petite que M^1, comporte un parastyle fort, saillant en avant, cuspidé. Le métacône, distant du paracône puissant et conique, a un développement restreint. La crête métasty-

Source : MNHN, Paris

laire est longue et le bord labial postérieur élargi. Le paraconule se différencie nettement, mais le métaconule manque sur la postprotocrista, complète et soutenue. Aucun précingulum n'est observable. Le talon postéro-lingual a une extension transversale relativement limitée et un contour anguleux. L'hypocône se développe faiblement.

M^1 a des cuspides externes bien séparées, dont les crêtes médiales peu soutenues se rejoignant du côté labial. Le parastyle forme un bec antérieur. Un léger rebord longe le bord labial. La crête métastylaire est assez longue, soutenue et rectiligne. La préprotocrista porte un assez fort paraconule. Le précingulum manque, ainsi que le métaconule. En arrière du protocône pincé, le talon a un contour anguleux, où l'hypocône est faiblement différencié.

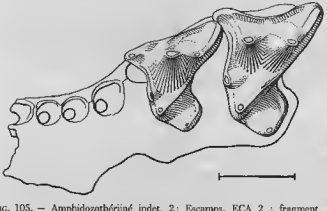

FIG. 105. — Amphidozothériiné indet. 2 ; Escamps, ECA 2 : fragment de maxillaire gauche, alv. P^2-P^3 ; P^4-M^1 en place. Vue occlusale. × 20.

FIG. 106. — Amphidozothériiné indet. 2 ; Escamps, ECA 10 : M^2 gauche. Vue occlusale. × 20.

Une M^2 gauche isolée (ECA 10) pourrait correspondre au même individu que le maxillaire décrit ci-dessus. Cette dent témoigne, plus encore que P^4 et M^1, d'une grande étroitesse antéro-postérieure. Le bord labial est échancré, soutenu d'un léger rebord. Le parastyle et le métastyle forment des cornes assez allongées et effilées. Les crêtes médiales des paracône et métacône ont une direction oblique du côté labial.

Le paraconule se différencie nettement, alors que le métaconule manque sur la postprotocrista, très rectiligne comme celle de M^1. Le précingulum manque. Le talon peu étendu transversalement, séparé du protocône par une échancrure, a un contour anguleux. L'hypocône est plus net que sur P^4 et M^1.

MENSURATIONS : cf. Tableau 35, p. 140.

DISCUSSION.

Cette forme présente avec la précédente et avec le genre *Amphidozotherium* un certain nombre de points communs. Ceux-ci résident dans l'importance du parastyle des dents jugales supérieures, la différenciation plutôt faible du métacône de P^4, l'importance réduite ou nulle du métaconule, l'absence de précingulum, la faiblesse de l'hypocône. Comme chez la forme décrite plus haut, il est vraisemblable que la biradiculie de P^3 correspond à une certaine réduction de P_3.

Cet ensemble de ressemblances justifie l'attribution de l'espèce considérée aux amphidozothériinés.

Les petites dimensions, la réduction de P^4 par rapport à M^1, la brièveté antéro-postérieure de M^1 et surtout M^2, la rectitude de la postprotocrista, la faible extension transversale et le contour anguleux du talon représentent des caractères particuliers de l'espèce considérée. Le même doute existe, quant à son attribution générique précise, que celui exprimé à propos de la forme étudiée précédemment.

Cet amphidozothériiné d'Escamps contribue à renforcer la notion de la diversité du groupe, préexistante à son installation en Europe occidentale.

Source : MNHN, Paris

Paradoxonycteris soricodon REVILLIOD, 1922.

A ce nom correspond un unique spécimen de maxillaire provenant d'un remplissage du Mormont (Suisse). A défaut d'indications plus précises accompagnant le fossile, l'âge de celui-ci reste compris dans l'intervalle chronologique couvert par les différentes faunes du Mormont, allant du Bartonien supérieur au Ludien supérieur. La description de Revilliod (1922, p. 150, fig. 59) fait état d'un fragment de rangée supérieure droite (Mt 994) portant P^3-M^3, où seule la partie labiale de M^1 est endommagée.

Sur le maxillaire Mt 552 des collections du Naturhistorisches Museum de Bâle, indiqué comme le type de *P. soricodon*, la rangée supérieure ne comporte que P^4-M^3. Sur toutes les dents, les cuspides labiales sont maintenant endommagées. De la P^3 ne subsiste qu'un alvéole[14].

D'après les observations initiales de Revilliod, et celles qui ont été possibles sur le spécimen, *Paradoxonycteris* se caractérise par les principaux éléments suivants :

— P^3 possède une seule racine. Sa couronne unicuspide, comprimée transversalement, est pourvue d'un léger bourrelet lingual.

— La P^4, molariforme, porte au milieu de son bord labial un paracône puissant et conique. Un petit métacône se différencie nettement sur sa crête postérieure. Le parastyle forme une forte saillie antérieure, anguleuse, cuspidée. Le talon postéro-lingual, très étendu longitudinalement, porte un hypocône peu prononcé.

— M^1 et M^2 manifestent une certaine dilambdodontie (caractère peut-être exagéré sur la figure fournie par Revilliod. Cet auteur note en effet le faible développement transversal du W, et d'autre part aucun mésostyle n'est distinct). Le parastyle de M^1 forme une saillie vers l'avant. Les conules sont prononcés ; le métaconule seul possède une crête interne. Le talon postéro-lingual, étendu, porte un hypocône, net surtout sur M^1. Ces dents n'ont pas de précingulum.

— M^3, réduite dans sa partie postérieure, est également marquée par la dilambdodontie, et pourvue de conules ; elle ne montre ni précingulum ni rebord postéro-lingual.

Les caractères de morphologie dentaire présents chez *Paradoxonycteris* ne conviennent pas pour justifier l'attribution du fossile à l'ordre des Chiroptera. Revilliod avait noté que « la richesse en pointes secondaires ferait songer plutôt à un insectivore ». Le nom spécifique *soricodon* traduit du reste cette observation. Les caractères allégués par cet auteur en faveur d'une nature chiroptérienne de *Paradoxonycteris* résident essentiellement dans l'aspect non coudé du bord alvéolaire externe, et dans l'angle que formerait ce même bord en arrière de M^3. En fait, la rangée jugale épouse le contour légèrement arqué du maxillaire, bien apparent sur la figure donnée par Revilliod. D'autre part, l'os s'étend quelque peu en arrière de M^3, jusqu'à une cassure ne permettant pas d'apprécier la forme du prolongement postéro-externe du maxillaire.

Un sérieux doute a été porté sur l'appartenance de ce fossile à l'ensemble des chiroptères (Russell et Sigé 1969, p. 166). L'ensemble de ses caractères, y compris le contour du maxillaire, tend actuellement à orienter la détermination de ce fossile vers les nyctithériidés. La relative dilambdodontie des molaires, l'absence de précingulum, le développement plutôt discret de l'hypocône, et la forte réduction de P^3 font envisager le rattachement de *Paradoxonycteris* aux amphidozothériinés. Le mauvais état du fossile et le manque de documentation supplémentaire n'autorisent pas à préciser davantage ses affinités. On ne peut en particulier savoir s'il s'agit d'une forme génériquement distincte d'*Amphidozotherium* ou de *Darbonetus*.

Dans les collections du Mormont du Naturhistorisches Museum se trouvent d'autres spécimens de nyctithériidés, recueillis en 1954 à Eclépens. Un âge relativement ancien, bartonien (Franzen 1968) ou ludien inférieur (Tobien 1972) est attribué à la faune de cette localité. Les restes considérés consistent essentiellement en deux fragments de rangées inférieure, l'un (Mt 1229) montrant P_4-M_2 gauches, l'autre (Mt 1230) P_2-P_3 et M_1 gauches. D'après l'absence de réduction des prémolaires inférieures, ces pièces sont référables au genre *Saturninia*, et n'éclairent en rien la situation de *Paradoxonycteris*.

14. Lors d'une première consultation du fossile, en 1968, P^3 manquait, mais les dents jugales étaient moins abîmées qu'elles ne sont actuellement.

Source : MNHN, Paris

Nyctitheriidae? indet. (Fig. 107).

Cette rubrique correspond à un unique spécimen (LIV 15), fragment de molaire inférieure droite provenant de La Livinière 2, précédemment mentionné comme « Insectivora indet. aff. *Saturninia* » *in* Hartenberger *et al.* 1968.

Il s'agit d'un simple talonide, donnant pour la molaire complète l'indication de dimensions assez fortes, supérieures à toutes celles rencontrées chez les nyctithériidés européens. Le bassin est normalement large et long. L'entocristide n'a pas l'extension ni l'aspect sub-rectiligne observés chez les adapisoricidés. Les trois cuspides sont fortes, épaisses à leur base, et d'importance comparable. L'hypoconide ne présente aucune compression antéro-postérieure, et son flanc postérieur est simplement bombé, sans bourrelet postéro-labial discernable. L'hypoconulide occupe une position médiane et nettement postérieure.

La morphologie de ce spécimen s'apparente à celle que l'on peut rencontrer chez de nombreux nyctithériidés, mais les dimensions indiquent qu'il s'agirait d'une espèce plus grande que toutes celles considérées jusqu'ici. En fait, le type de talonide présenté par le spécimen LIV 15 correspond surtout fondamentalement, à celui des M_1 et M_2 des euthériens archaïques, proteuthériens, Lipotyphla érinacéomorphes, et aussi de nombreux hyénodontes. Bien que les dimensions du spécimen considéré soient un peu faibles par rapport à celles des représentants européens de ces groupes à l'Eocène, on ne peut exclure l'hypothèse qu'il appartienne à un leptictidé, ou un pantolestidé, ou encore un hyénodonte.

MENSURATION : cf. Tableau 36, p. 140.

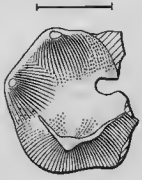

FIG. 107. — Nyctithéridé? indet.; La Livinière 2, LIV 15 : talonide de M_1 ou $_2$ droite. Vue occlusale. × 20.

Lipotyphla indet. (Fig. 108-109).

Un fin niveau ligniteux affleurant à proximité d'Azillanet (Hérault) a livré par lavage des restes de microvertébrés et de charophytes. D'après sa position dans la série encaissante, et les indications fournies par la flore (Feist-Castel 1970), il pourrait s'agir d'un horizon légèrement plus ancien (Bartonien inférieur ou Lutétien supérieur) que celui défini par le gisement voisin appelé La Livinière 2 (Hartenberger *et al.* 1968).

D'Azillanet provient notamment une molaire inférieure gauche isolée (AZI 1, fig. 108), de petites dimensions, assez bien conservée, dont l'attribution systématique soulève quelques difficultés.

Cette dent présente une couronne à cuspides élancées et coniques. Le trigonide et le talonide sont sensiblement équivalents en longueur et largeur. Le protoconide est très élevé. Le métaconide, moins élevé, se situe sur le même plan transversal que le protoconide. Le paraconide, très bas, est essentiellement crestiforme. Un bourrelet épais longe la base du flanc antéro-labial. La paroi postérieure du trigonide forme une surface pratiquement plane, haute et redressée. Sur le talonide, le bassin est étroit et profond. Le fort hypoconide atteint pratiquement la hauteur du métaconide, et se

Source : MNHN, Paris

montre pincé dans le sens antéro-postérieur. La crête oblique, bien marquée, rejoint à mi-largeur la base de la paroi postérieure du trigonide. L'entoconide s'élève autant que l'hypoconide et se situe sur le même plan transversal. L'entocristide forme une crête bien marquée, rectiligne, donnant lieu à une profonde échancrure en V entre le métaconide et l'entoconide. L'hypoconulide, très petit, se trouve accolé au flanc postérieur de l'entoconide. La postcristide issue de l'hypoconide rejoint cet hypoconulide rudimentaire, réalisant une disposition fréquemment observée chez les micromammifères à denture tribosphénique, décrite par exemple chez certains chiroptères sous le nom de nyctalodontie (Menu et Sigé 1971). Corrélativement au pincement de l'hypoconide, un épaississement notable (exagéré sur la fig. 108 b, où la dent est inclinée en avant) s'observe à la base du côté postérieur.

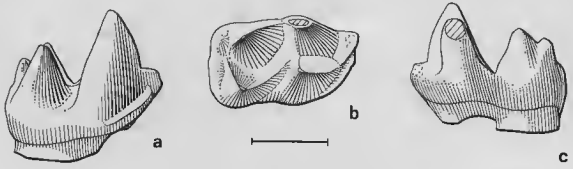

FIG. 108. — Lipotyphla indet.; Azillanet, AZI 1 : M_1 ou $_2$ droite. a : vue labiale; b : vue occlusale; c : vue linguale. × 20.

Le gisement éocène supérieur espagnol de Sosis a livré une molaire inférieure gauche isolée (UM 1897, fig. 109), endommagée dans sa région linguale. Les dimensions, et surtout les caractères de cette molaire rappellent fortement ceux de la dent d'Azillanet : le protoconide est fort, redressé, le paraconide bas et crestiforme, l'hypoconide relativement puissant. La base du flanc antéro-labial porte un épais bourrelet, et l'existence d'un épaississement basal postérieur est indiquée en arrière de l'hypoconide. Les différences observables entre cette pièce et la dent d'Azillanet résident dans la saillie plus marquée du talonide vers l'extérieur, et la direction plus linguale de la crête oblique sur le spécimen de Sosis.

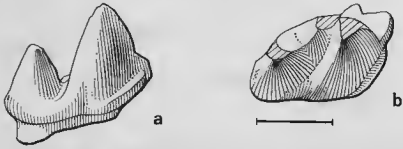

FIG. 109. — Lipotyphla indet.; Sosis, UM 1897 : M_1 ou $_2$ droite endommagée. a : vue labiale; b : vue occlusale. × 20.

En première hypothèse, on peut envisager l'appartenance des deux dents à un même groupe entomophage de rang familial ou sous-familial. Un examen critique des affinités éventuelles de ces fossiles peut prendre en considération les marsupiaux didelphidés, les chiroptères, les proteutheriens et différents groupes d'insectivores Lipotyphla : érinacéomorphes primitifs (adapisoricidés et nyctithériidés) et soricomorphes.

D'après la situation nettement linguale et l'état rudimentaire de l'hypoconulide, la structure dentaire étudiée ne semble pas correspondre à celle des Proteutheria, ni à celle des érinacéomorphes primitifs, chez lesquels l'hypoconulide est médian ou sub-médian et généralement bien constitué. En outre, chez les adapisoricidés, la hauteur des autres cuspides n'est habituellement pas aussi grande.

Source : MNHN, Paris

En dépit de la situation de l'hypoconulide, la force relative de l'hypoconide et de l'entoconide incite à ne pas retenir une identification de la structure considérée à celle des dents inférieures des didelphidés.

Chez les chiroptères, l'hypoconulide est fréquemment semblable à ce qui est observé ici, et les autres cuspides postérieures peuvent être aussi élevées. Cependant la forme conique des cuspides, l'aspect élancé et redressé du trigonide, l'absence d'un cingulum labial continu sur les dents étudiées vont à l'encontre de cette ressemblance.

En fait, par leurs proportions et l'allure de leurs cuspides, les fossiles d'Azillanet et Sosis présentent un certain cachet d'insectivores archaïques, et les seuls éléments évolués résident dans le petit hypoconulide lingual et l'élévation des autres cuspides postérieures. Parmi les Lipotyphla, les talpidés possèdent des molaires inférieures assez semblables, par l'ensemble de leurs caractères, à celles décrites ici. Les vrais talpidés, cependant, ne sont attestés en Europe qu'à partir de l'Oligocène moyen, et jusqu'ici y apparaissaient davantage comme des immigrants que comme les descendants d'ancêtres autochtones. Le matériel étudié est trop fragmentaire pour soutenir une attribution décisive à ce groupe. Il est possible de voir les dents d'Azillanet et de Sosis comme les témoins d'un phylum tôt séparé d'une souche proteuthérienne ou nyctithérüde, et qui, par certains caractères dentaires évolués, aurait parallélisé précocement le rameau des soricomorphes talpidés. On ne peut toutefois décider, à l'aide de ce trop faible matériel, si ce phylum éocène a réellement atteint le grade structural soricomorphe.

MENSURATIONS : cf. Tableau 36, p. 140.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Les nyctithériidés désormais connus dans l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur d'Europe composent la liste suivante :

1. — *Saturninia gracilis* STEHLIN, 1940.
2. — *Saturninia beata* (CROCHET, 1974).
3. — *Saturninia mamertensis* n. sp.
4. — *Saturninia grisollensis* n. sp.
5. — *Saturninia tobieni* n. sp.
6. — *Saturninia hartenbergeri* n. sp.
7. — *Saturninia grandis* n. sp.
8. — *Saturninia intermedia* n. sp.
9. — *Saturninia* sp.
10. — *Saturninia* indet. (cf. *grisollensis*).
11. — *Saturninia* indet. (cf. *tobieni*).
12. — *Saturninia* indet. (cf. *intermedia*).
13. — *Scraeva hatherwoodensis* CRAY, 1973.
14. — *Scraeva woodi* CRAY, 1973.
15. — *Amphidozotherium cayluxi* FILHOL, 1877.
16. — *Darbonetus aubrelongensis* CROCHET, 1974.
17. — Amphidozothériiné indet. 1.
18. — Amphidozothériiné indet. 2.
19. — *Paradoxonycteris sorcodon* REVILLIOD, 1922.
20. — Nyctithériidé? indet.

La distribution dans les gisements des différents Lipotyphla reconnus est récapitulée par le Tableau 2.

Lignées évolutives.

Parmi ces formes, certaines ne se trouvent que dans le Bartonien supérieur (*S. mamertensis*, *S. grisollensis*, *S. hartenbergeri*, *S. grandis*, *S. intermedia*, Nyctithériidé? indet.), d'autres seulement dans le Ludien inférieur (*S.* sp., *S.* indet. cf. *grisollensis*, *S.* indet. cf. *tobieni*, *S.* indet. cf. *intermedia*, *Scraeva woodi* et *Scraeva hatherwoodensis*), d'autres dans le Ludien inférieur et supérieur (*S. gracilis*, *S. beata*), d'autres dans l'Oligocène inférieur seulement (*S. tobieni*, *A. cayluxi*, *D. aubrelongensis*, Amphidozothériinés indet. 1 et 2).

Ainsi qu'on l'a vu dans le cours du travail, certaines des espèces les plus récentes semblent représenter la descendance de formes plus anciennes. Les filiations envisagées, et la distribution comparée des différentes espèces sont schématisées dans la figure 110. Pour autant que soient valables les hypothèses phylogéniques formulées, certaines lignées peuvent être suivies à travers un assez long intervalle de temps, depuis le niveau bartonien de La Livinière 2 jusqu'à l'horizon oligocène inférieur documenté notamment par la faune d'Escamps.

Source : MNHN, Paris

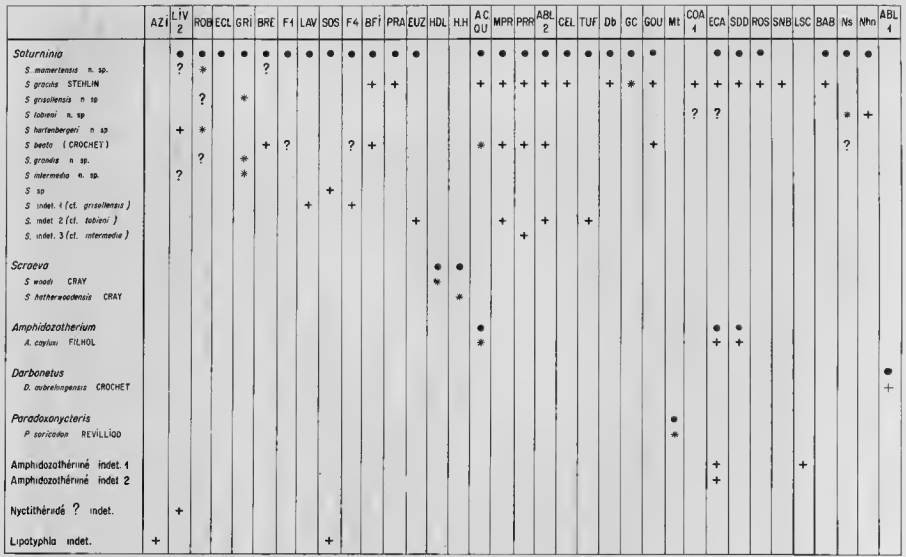

TABLEAU 2. — Distribution des Lipotyphla dans les gisements européens de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur (sigles des localités : cf. Introduction, p. 5, 8).

Source : MNHN, Paris

Saturninia mamertensis, connu typiquement de Robiac, et *S. gracilis*, bien documenté dans plusieurs gisements ludiens, paraissent correspondre à une même lignée de petite taille, caractérisée notamment par la régression du métaconule des molaires supérieures.

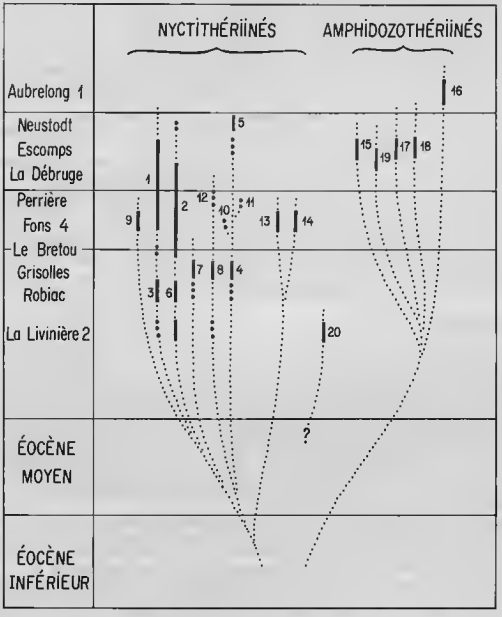

FIG. 110. — Distribution chronologique des lignées présumées de nyctithériidés européens dans l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur (cf. liste des différentes formes p. 97).

S. grisollensis représente dès le Bartonien supérieur une autre lignée de petite taille, affectée d'une nette tendance dilambdodonte, et que *S. tobieni* de Neustadt prolongerait dans l'Oligocène inférieur. Quelques spécimens ludiens témoignent de façon insuffisante sur l'existence de formes intermédiaires, ou du moins peu éloignées de ces deux espèces (*S.* indet. cf. *grisollensis* et *S.* indet. cf. *tobieni*).

Une autre lignée résulte de la filiation probable de *S. hartenbergeri* de Robiac et La Livinière 2

Source : MNHN, Paris

et *S. beata*, forme assez répandue dans les gisements ludiens. Il s'agit ici d'une lignée d'assez grande taille, conservant des caractères primitifs, comme de nets conules et un fort précingulum sur les molaires supérieures.

L'extension chronologique des autres lignées connues reste encore assez ponctuelle : la grande forme de Grisolles, *S. grandis*, à caractères primitifs, n'a peut-être pas eu de descendance post-bartonienne. Une autre lignée attestée à Grisolles, et peut-être à La Livinière 2 (*S. intermedia*) n'a pas non plus de descendance connue, en dehors d'un seul document douteux dans la faune de Perrière.

On ne connaît enfin ni formes ancestrales ni formes évoluées pour les deux lignées parentes décrites en Angleterre (*Scraeva woodi* et *Scraeva hatherwoodensis*), ni pour les nyctithériidés particuliers de l'Oligocène inférieur (*Amphidozotherium cayluxi*, *Darbonetus aubrelongensis*, *Paradoxonycteris soricodon*, *Amphidozothériinés* indet. 1 et 2).

De rares documents témoignent en outre sur l'existence, dans certaines faunes de l'Eocène supérieur, d'insectivores d'affinités douteuses (Nyctithériidé? indet. de La Livinière 2) ou problématiques (Lipotyphla indet. d'Azillanet, de Sosis).

Parmi les incertitudes qui subsistent dans le dénombrement des espèces et des lignées, et dans la distribution de ces dernières, beaucoup proviennent de documentations localement insuffisantes. Dans les cas où les spécimens disponibles sont rares pour un gisement donné, et morphologiquement peu explicites, la détermination fait référence d'une façon plus ou moins étroite à l'espèce connue la plus proche par les dimensions et les caractères. En fait, la diversité des lignées, en particulier à l'intérieur du genre *Saturninia*, est vraisemblablement *plus importante* que le présent travail ne le fait apparaître. En effet, l'interprétation délibérément prudente des documents incertains tend à occulter l'existence des formes particulières. Un stade ultérieur de l'étude des nyctithériidés d'Europe révélera certainement davantage de lignées que l'on en connaît désormais.

Tendances évolutives.

Plusieurs tendances évolutives de la morphologie dentaire sont observables, à des degrés divers, dans différentes lignées de nyctithériidés.

La plus importante et la plus généralisée concerne la réduction qui affecte la denture prémolaire, immédiatement en avant de la série jugale. Les P^3 surtout apparaissent chez *Saturninia* comme les dents susceptibles des plus fortes variations. Les types primitifs conservent des vestiges d'une molarisation ancestrale [15]. Les types évolués sont simples, la couronne se réduisant pratiquement à la seule cuspide centrale. Un stade plus poussé de réduction caractérise les amphidozothériinés, où P^3 est biradiculée, et P_3, biradiculée ou monoradiculée, très petite par rapport aux autres unicuspides. Dans le même groupe, un processus de démolarisation peut affecter les P_4 et P^4, dont le talonide peut se trouver réduit, les cuspides postérieures indistinctes, le métacône peu différencié du paracône, le métaconule absent ou même la postprotocrista effacée.

Chez les nyctithériinés européens, et à un moindre degré les amphidozothériinés, la canine inférieure tend à s'égaler aux autres dents unicuspides. Cette morphologie procède, par un processus de réduction, d'une morphologie caniniforme plus ordinaire, présentée par les formes ancestrales de type *Leptacodon*, conservée chez les nyctithériinés nord-américains de type *Nyctitherium*.

Une tendance généralisée, chez les nyctithériinés (*Saturninia*, *Nyctitherium*) et les amphidozothériinés, réside dans l'extension du talon postéro-interne des dents jugales antérieures (P^4-M^2). Dans certaines lignées, l'extension longitudinale reste faible (*S. grandis*). Chez d'autres, l'extension transversale peut se trouver secondairement réduite (*S. grisollensis*, Amphidozothériiné indet. 2).

Chez les nyctithériinés du genre *Saturninia*, l'hypocône s'accroît sensiblement par rapport à son état rudimentaire chez le genre ancestral *Leptacodon*. Il ne s'accroît pas chez les amphidozothériinés, et semble généralement en régression chez *Nyctitherium*.

15. Les considérations évolutives ou phylogéniques faites à propos de nyctithériidés, ou généralement d'insectivores tertiaires, reposent assez souvent sur une interprétation des prémolaires postérieures où la structure molariforme est supposée secondairement acquise. Les données paléontologiques concernant l'ensemble du groupe et son origine montrent clairement que la structure molariforme des P^4 et la structure sub-molariforme des P^3 sont des caractères primitifs.

Source : MNHN, Paris

L'acquisition d'une légère dilambdodontie est une tendance rencontrée chez certains *Saturninia*, soit assez généralisée (*S. grisollensis-tobieni*), soit sporadique (*S. gracilis*), chez *Nyctitherium*, chez les amphidozothériinés. Elle ne va pas vraiment chez les formes européennes jusqu'à l'apparition d'un mésostyle, parfois observé chez *Nyctitherium* et très net chez *Pontifactor*. Le cingulum des molaires supérieures semble correspondre chez les nyctithériidés à la conservation d'un caractère ancestral. Une tendance à l'effacement du précingulum intervient dans certaines lignées de *Saturninia* (*S. grisollensis — tobieni*) et chez les amphidozothériinés.

L'effacement des conules représente une tendance évolutive plus ou moins nette chez les nyctithériidés : la crête interne du paraconule, présente chez *Leptacodon* et *Nyctitherium*, s'efface généralement chez *Saturninia* (*S. grandis* excepté) et chez les amphidozothériinés. Le métaconule tend à disparaître dans certaines lignées (*S. mamertensis — gracilis*).

Sur les molaires inférieures, l'acquisition d'un mésoconide apparaît comme une tendance rare chez les nyctithériidés, caractérisant essentiellement le rameau anglais des *Scraeva*.

Le développement sur les mêmes dents d'un bourrelet postéro-labial s'observe dans certaines lignées de *Saturninia* (*S. mamertensis — gracilis, S. intermedia*) et chez les amphidozothériinés (*A. cayluxi, D. aubrelongensis*).

Une tendance à l'atténuation de la verticalité du trigonide peut être constatée dans certaines lignées de nyctithériinés (*S. mamertensis — gracilis, S. hartenbergeri — beata*).

Par comparaison avec la structure ancestrale illustrée par *Leptacodon*, la plupart des lignées de nyctithériidés européens manifestent une tendance à l'accentuation du relief formé par le prolongement ascendant de la crête oblique. Cette tendance peut être assez accusée (*S. grisollensis — tobieni, S. intermedia*).

L'hypoconulide peut tendre à se déplacer légèrement en direction linguale dans certaines lignées (*S. grisollensis — tobieni, Darbonetus*).

En ce qui concerne la M_3, une grande tendance à l'extension longitudinale du talonide et au développement vers l'arrière de l'hypoconulide paraît plus accentuée chez les nyctithériinés européens que chez la forme ancestrale *Leptacodon* ou dans le rameau nord-américain des *Nyctitherium*. Un autre grand type d'évolution de M_3, par réduction plus ou moins poussée du talonide et de ses cuspides, caractérise le rameau européen des amphidozothériinés.

En outre, la plupart des lignées que l'on peut suivre à travers un intervalle de temps suffisamment long montrent une légère tendance à l'accroissement de taille. Compte tenu de la répartition stratigraphique des différents gisements, cette tendance apparaît sur les diagrammes (Fig. 26, 40, 68) montrant la dispersion des valeurs mesurées de longueur et largeur des dents, pour différentes espèces ou différentes lignées.

Position systématique, diversité et structure du groupe.

La nouvelle documentation réunie a permis l'acquisition ou le renforcement de plusieurs notions importantes relatives à la position familiale et sub-ordinale, ainsi qu'à la structure propre du groupe étudié.

Il s'agit de descendants européens, peu modifiés, d'une souche érinacéomorphe euraméricaine, typiquement représentée par le genre *Leptacodon*, et elle-même issue de proteuthériens généralisés, semblables par la morphologie dentaire à *Gypsonictops* ou à l'euthérien campanien décrit par Fox (1970).

Les caractères crâniens et dentaires des spécimens étudiés contribuent en effet à étayer la nature érinacéomorphe des *Saturninia* et formes affines de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur d'Europe. Par l'aspect primitif de leur denture incisive, par le schéma des dents jugales, par la simplicité du condyle de la mandibule, par les caractères de la région maxillaire, ces fossiles diffèrent notablement des soricomorphes dont ils ont été rapprochés par certains auteurs. Ils ressemblent beaucoup plus étroitement aux fossiles nord-américains attribués au groupe restreint des nyctithériinés (genres *Leptacodon, Nyctitherium, Pontifactor*). Ils semblent directement issus, moyennant d'assez faibles modifications (réduction de la canine inférieure, accroissement du talon des molaires supérieures) du

Source : MNHN, Paris

genre ancestral paléocène *Leptacodon*, alors que le rameau des *Nyctitherium* et *Pontifactor* évoluait indépendamment en Amérique du Nord à partir de la même souche.

L'ensemble des nyctithériinés de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur d'Europe, qui rassemble des formes relativement primitives, apparaît beaucoup plus richement diversifié qu'on ne pouvait le soupçonner à l'aide des données antérieures, essentiellement ponctuelles. Au moins cinq lignées indépendantes de *Saturninia* peuvent être dénombrées pour la période considérée. La diversité saisie dès le Bartonien supérieur correspond manifestement à une radiation plus ancienne. En outre, un certain isolement de la faune d'Angleterre (cf. Sudre 1974) pourrait rendre compte de la séparation d'un rameau particulier, celui des *Scraeva*, morphologiquement peu éloigné du genre *Saturninia*.

Un sous-groupe déjà diversifié de nyctithériidés évolués, celui des amphidozothériinés, apparaît en Europe occidentale au début de l'Oligocène inférieur. Cet ensemble est représenté par le genre *Amphidozotherium*, autrefois interprété comme un talpidé ancestral, plus récemment comme un adapisoricidé, et par des formes restées longtemps ignorées ou mal interprétées (*Darbonetus* CROCHET, 1974, Amphidozothériinés indet. 1 et 2, *Paradoxonycteris* REVILLIOD, 1922). Il semble que la différenciation et la diversification de ces animaux se soient réalisées à partir de nyctithériinés archaïques de type *Leptacodon*, dans un territoire encore inconnu, peut-être peu éloigné de l'Europe occidentale, mais resté assez longuement séparé d'elle.

Rapports des nyctithériidés et des soricomorphes.

Ainsi qu'on l'a vu, le genre *Saturninia* a été considéré comme un soricidé archaïque, et le genre *Amphidozotherium* comme un talpidé ancestral. Le présent travail a permis de soutenir l'attribution de ces deux genres aux nyctithériidés, et celle de ce dernier ensemble aux érinacéomorphes.

Les formes étudiées ici, d'âge éocène terminal et oligocène inférieur, apparaissent trop récentes pour avoir pu jouer quelque rôle ancestral pour les soricomorphes. En Europe comme en Amérique du Nord, les plus anciens soricomorphes apparaissent à l'Oligocène inférieur : les hétérosoricinés avec *Domnina*, genre représenté à Herrlingen, dans les phosphorites (Lamandine-Haute), et dans le Chadronien du Montana (cf. Crochet 1974), les plésiosoricidés avec *Butselia* de Hoogbutsel et des Lower Hampstead Beds (cf. Butler 1972). En Europe occidentale, l'apparition de plusieurs familles distinctes de soricomorphes (plésiosoricidés, soricidés, talpidés) semble consécutive à la Grande Coupure faunique de l'Oligocène inférieur. On est ainsi amené à associer ces soricomorphes aux nombreux groupes mammaliens apparus en Europe à la même époque, c'est-à-dire à les considérer comme membres de la vague d'immigration faunique déterminant la notion même de Grande Coupure (cf. Lopez et Thaler 1974). Dans cette hypothèse, ces groupes d'insectivores se seraient différenciés dans un domaine continental séparé du domaine européen : les immigrants de la Grande Coupure sont classiquement considérés comme d'origine asiatique.

Les Soricomorpha sont caractérisés par des structures évolués, notamment crâniennes et dentaires. Leur canal infra-orbitaire est large et court, leur foramen lacrymal nettement éloigné du bord de l'orbite. Leur denture peut présenter une notable réduction — très variable dans ses modalités — dans le secteur anté-molaire, en même temps que certains éléments antérieurs acquièrent un développement prépondérant, éventuellement en rapport avec un mode spécialisé d'articulation de la mandibule. Surtout, la morphologie dentaire jugale des soricomorphes apparaît radicalement évoluée, par la perte de molarisation des prémolaires postérieures, par l'acquisition d'une dilambdodontie typique, et par la migration définitive de l'hypoconulide vers le bord lingual.

Les mêmes caractères morphologiques évolués ont été réalisés dans un autre grand groupe de placentaires entomophages : celui des chauves-souris. Il ne semble pas que l'on doive pour autant unir à leur origine les chiroptères et les soricomorphes, ainsi que le fait Repenning (1967, p. 59), car les caractères considérés de la denture sont adaptatifs, non primitifs, et peuvent avoir été acquis parallèlement dans deux rameaux bien distincts. Pour la même raison, si l'on veut bien admettre en particulier que la structure molariforme des prémolaires postérieures est un caractère primitif chez les insectivores Lipotyphla (comme d'ailleurs chez les chiroptères, cf. Russell et Sigé 1969), et que la structure la plus simple de ces mêmes dents est évoluée, il n'est pas nécessaire de faire remonter comme Repen-

Source : MNHN, Paris

ning (*loc. cit.*) la différenciation des soricomorphes à un stade aussi reculé que l'origine mésozoïque des placentaires.

L'hypothèse d'une origine indépendante des principaux groupes de soricomorphes (Fig. 111) à partir d'une souche érinacéomorphe nyctithérienne généralisée, de type *Leptacodon*, paraît assez vraisemblable. Ce processus de différenciation pourrait avoir pris place, pendant le Paléogène ancien, dans le domaine continental asiatique.

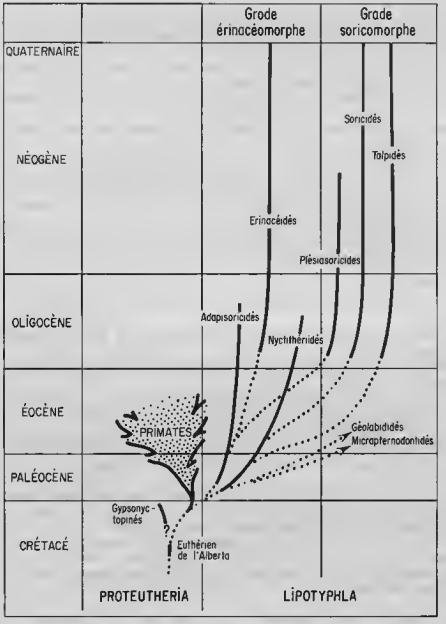

FIG. 111. — Possibles filiations des grands groupes de Lipotyphla, et des ordres apparentés.

La variabilité dans la morphologie dentaire et son incidence dans la systématique.

Un aspect considérablement négligé par les auteurs qui ont étudié les Lipotyphla archaïques réside dans la variabilité individuelle perceptible au niveau de la denture. Cette variabilité se manifeste

Source : MNHN, Paris

de façon nette dès que l'on a affaire à une population de quelque importance pour une espèce considérée. Elle a ainsi pu être mise en évidence pour l'espèce génotypique *Saturninia gracilis* STEHLIN, et aurait pu l'être semblablement pour d'autres formes, comme *S. grisollensis* ou *S. beata*.

Les éléments dentaires les plus sujets à variation chez ces insectivores peuvent être recensés comme suit :

— Denture supérieure :

- P^3 est plus ou moins volumineuse, et a des lobes antérieur, lingual et postérieur très variablement développés : plus ou moins longs et épais, cuspidés ou non. Un métacône résiduel peut exister sur la crête postéro-labiale.
- Le parastyle des dents jugales est plus ou moins long et épais, plus ou moins détaché, cuspidé ou non, relié ou non au paracône par une crête.
- Le bord labial des dents jugales est variablement échancré, longé par un rebord plus ou moins net.
- Le métacône se différencie plus ou moins distinctement du paracône sur la P^4, se développe plus ou moins nettement sur la M^3.
- La crête métastylaire est inégalement longue, concave en dehors ou rectiligne.
- Les crêtes médiales des cuspides externes, nettes ou peu distinctes, accusent plus ou moins la tendance dilambdodonte chez les formes qui en sont affectées.
- Les conules sont inégalement élevés et épais.
- Le précingulum varie dans sa longueur, son épaisseur, et porte éventuellement une cuspule.
- Le talon postéro-lingual a une extension longitudinale et transversale variable. Il peut manquer sur M^3, où l'hypocône est éventuel.

— Denture inférieure :

- Les unicuspides antérieures (I_3-P_3) sont assez variables dans leur longueur et leur hauteur relatives.
- P_2 et surtout P_3 varient dans le degré de différenciation de la cuspule antéro-linguale et du rebord postérieur.
- Le paraconide des dents jugales est considérablement variable dans sa hauteur, son épaisseur, son extension transversale.
- Sur P_4, le métaconide occupe une position assez inconstante par rapport au protoconide.
- La crête oblique est inégalement marquée, et surtout, se prolonge plus ou moins nettement sur la paroi postérieure du trigonide en direction du métaconide.
- Le bassin du talonide de P_4 a une extension longitudinale et transversale variable.
- Les cuspides postérieures sont inégalement distinctes ou marquées, surtout l'entoconide, particulièrement sur P_4.
- L'hypoconulide peut varier entre la position médiane et une position sub-linguale ; l'entoconide est plus ou moins éloigné du métaconide.
- L'entocristide est inégalement marquée et échancrée.
- Le bourrelet antéro-labial varie dans la longueur et son épaisseur.
- Le bourrelet postéro-labial, quand il existe, varie dans son épaisseur.
- L'hypoconulide de M_3 peut former un lobe postérieur plus ou moins allongé, et plus ou moins pincé transversalement.

La prise en considération de l'ensemble des variations possibles à l'intérieur d'une même espèce conduit à envisager de façon critique beaucoup de distinctions génériques ou spécifiques faites chez les érinacéomorphes archaïques à partir d'un matériel trop réduit. Chez ces mammifères, dont la morphologie dentaire appartient au grand type généralisé que montrent les nyctithériidés, plusieurs taxons reposent en effet sur des spécimens uniques, incomplets, ne montrant qu'une partie de la rangée dentaire inférieure ou supérieure. Leurs caractères « différenciés » peuvent dans ce cas ne relever que de la simple variabilité individuelle.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne le groupe étudié ici, le présent travail a permis de relever quelques cas de distinctions excessives. Celles-ci trahissent une certaine réalité biologique, dont la systématique devrait au contraire s'efforcer de se rapprocher le plus possible.

Il s'agit d'une part des nyctithériinés des Headon Beds, pour lesquels deux noms de genres (*Scraeva* et *Arvaldus*) ont été introduits (Cray 1973), alors qu'un seul était justifié. D'autre part un nom de genre particulier (*Cryptotopos*) a été créé par Crochet (1974) pour désigner une lignée de *Saturninia* qui ne diffère pas davantage de l'espèce génotypique que les autres espèces décrites ici.

En dehors des nyctithériidés, un cas particulièrement démonstratif est fourni par la distinction entre les genres d'érinacéomorphes adapisoricidés *Entomolestes* MATTHEW, 1909 et *Talpavus* MARSH, 1872, telle qu'elle ressort de la révision du problème par Robinson (1968 a).

L'espèce-type d'*Entomolestes* est *E. grangeri* MATTHEW, 1909, de la Formation Bridger du Wyoming, qui repose sur un unique fragment de mandibule montrant P_3-M_3 (AMNH 11485). Pour l'espèce-type de *Talpavus*, *T. nitidus* MARSH, 1872, de la même formation du Wyoming, deux spécimens (ne provenant pas du même endroit) sont disponibles : l'holotype portant M_2 et le talonide de M_1 (YPM 13511), et un fragment montrant P_4, M_1 et M_2 endommagée (YPM 16334). L'analyse de Robinson (*op. cit.*, p. 6) est assez bien résumée par la seule phrase : « in size, *Talpavus nitidus* and *Entomolestes grangeri* are similar; identifying specimens on the basis of the molar dentition alone would be difficult if the paraconide were missing ».

Il est difficile de se satisfaire de la justification fournie par le seul paraconide quand on sait que cet élément est certainement le plus variable sur les molaires inférieures de beaucoup d'érinacéomorphes primitifs, quand en outre on peut clairement constater sur la figure donnée par l'auteur (*op. cit.*, p. 5, fig. 1 C) que la M_1 et la M_2 du même spécimen d'*Entomolestes grangeri* ont des paraconides différents. En réalité, les spécimens considérés[16] ne suffisent même pas à justifier une distinction de niveau spécifique, et il ne sert à rien de se dissimuler que le roi est nu. Un réel apport de matériel est nécessaire pour replacer cette question sur des bases solides[17].

Diversité des nyctithères dans les gisements.

Dans beaucoup de localités exploitées, et notamment les mieux documentées, plusieurs espèces de nyctithères sont présentes simultanément : au moins trois à La Livinière 2, peut-être quatre à Robiac, trois à Crisolles, trois à Malpérié, Perrière, Aubrelong 2, cinq à Escamps. Cette diversité dans la représentation fossile traduit, en ne pouvant que l'atténuer, un état normalement diversifié des faunes locales. A l'époque considérée, c'est-à-dire en l'absence d'insectivores modernes, érinacéomorphes érinacéidés et soricomorphes, qui apparaissent après la Grande Coupure, les faunes européennes devaient habituellement comporter plusieurs espèces de placentaires insectivores de petite taille, se partageant le même grand secteur arboricole-insectivore avec d'autres groupes comme les marsupiaux didelphidés, les petits primates tarsiidés, les insectivores apatemyidés, et les oiseaux adaptés dans le même sens. En fonction de la taille relative, et de caractères particuliers anatomiques et surtout physiologiques qui échappent à l'investigation paléontologique, les rôles écologiques de ces différents petits prédateurs ne se recouvraient vraisemblablement pas, grâce à des combinaisons différentes jouant sur la spécificité éventuelle dans la prédation, la distribution dans le temps des rythmes d'activité, et la distribution verticale de l'espace forestier.

16. Des moulages de ces pièces ont pu être consultés au sein de la documentation prêtée par M. D. E. Russell.
17. Le même problème est considéré, de façon plus détaillée, dans le récent travail de Russell *et al.* (voir note 13, p. 27).

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BERGGREN, W. A., 1969. — Cenozoic Chronostratigraphy, Planktonic Foraminiferal Zonation and the Radiometric Time Scale. *Nature*, 224 : 1072-1075.

BONIS, L. de, CROCHET, J.-Y., RAGE, J.-C., SIGÉ, B., SUDRE, J., VIANEY-LIAUD, M., 1973. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3) 174, Sci. Terre 28 : 105-113, 1 fig.

BUTLER, P. M., 1956. — The skull of *Ictops* and the classification of the Insectivora. *Proc. Zool. Soc. London*, 126 : 453-481, 8 fig.

BUTLER, P. M., 1972. — The problem of insectivore classification, p. 253-265, 6 fig., in Studies in Vertebrate Evolution. Edimbourg, Oliver and Boyd.

CAPPETTA, H., HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B., SUDRE, J., 1968. — Une faune de Vertébrés de la zone de Cuis dans l'Eocène continental du Bas-Languedoc (gisement du Mas de Cimel, Crabels, Hérault). *Bull. B.R.G.M.* (2), 1 (3) : 45-48, 1 fig.

CLEMENS, W. A., 1973. — Fossil Mammals of the Type Lance Formation Wyoming. Part III. Eutheria and Summary. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 94 : 102 p., 32 fig.

CRAY, P. E., 1973. — Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Headon Beds (Upper Eocene) of Southern England. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Géology, 23 (1) : 102 p., 23 fig., 6 pl.

CROCHET, J.-Y., 1974. — Les Insectivores des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 6 (1-2) : 109-159, 14 fig., 1 pl.

CRUSAFONT-PAIRO, M., 1967. — Sur quelques prosimiens de la zone préaxiale pyrénéïque et un essai provisoire de reclassification. *In* Evolution des Vertébrés. *163e Coll. internat. C.N.R.S.* : 611-632, 16 fig., 2 pl.

FEIST-CASTEL, M., 1970. — Distribution verticale des Charophytes dans l'Eocène du Minervois. *Bull. S.C.F.* (7), 12 (5) : 926-931, 4 fig.

FILHOL, H., 1877. — Recherches sur les phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. 561 p., 28 pl. Masson, Paris.

FOX, R. C., 1970. — Eutherian Mammal from the Early Campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada. *Nature*, 227 (5258) : 630-631, 1 fig.

FRANZEN, J.-L., 1968. — Revision der gattung *Palaeotherium*, Perissodactyla, Mammalia. These Albert-Ludwigs Univ. Zu Freiburg, 2 vol. : 181 p., 20 fig., 35 pl.

CARIMOND, S., REMY, J. A., et SUDRE, J., 1975. — Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de mammifères à l'Eocène supérieur d'après les gisements de Fons (Card). *Coll. internat. C.N.R.S.*, 218, 811-825, 7 fig.

GODFRIAUX, I. et THALER, L., 1972. — Note sur la découverte de dents de mammifères dans le Montien continental du Hainaut (Belgique). *Bull. Acad. roy. Belg.* : 536-541, 3 fig.

HAECKEL, E., 1866. — Generelle Morphologie der Organismen. 462 p., 8 pl. Georg Reimer, Berlin.

HARTENBERGER, J.-L., 1971. — Contribution à l'étude des genres *Microparamys* et *Cliravus* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata* 4 (4) : 97-137, 5 pl.

HARTENBERGER, J.-L., 1973 a. — Étude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mém. S.G.F.* (n. s.) 117 : 1-74, 20 fig., 8 pl.

HARTENBERGER, J.-L., 1973 b. — Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3), 132, Sci. Terre 24 : 49-70, 8 fig.

HARTENBERGER, J.-L. et LOUIS, P., 1976. — Les Rongeurs de l'Eocène supérieur de Crisolles (Aisne). *Ceobios*, 9 (1) : 81-95, 3 fig., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B., et SUDRE, J., 1968. — Nouveaux gisements de Vertébrés dans l'Eocène continental du Minervois. *C. R. somm. S.C.F.*, 1968 (1) : 22-23, 1 fig.

HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B., et SUDRE, J., 1974. — La plus ancienne faune de mammifères du Quercy : Le Bretou. *Palaeovertebrata*, 6 (3-4) : 177-196, 8 fig.

HELLER, F., 1935. — *Amphilemur eocaenicus* n. g. et n. sp., ein primitiver Primate ans dem Mitteleozän des Geiseltales bei Halle a. S. *Nov. Acta Leopoldina*, N.F. 2 (3/4) : 293-300, 1 pl.

JAEGER, J.-J., 1970. — Pantolestidae nouveaux (Mammalia, Insectivora) de l'Eocène moyen de Bouxwiller (Alsace). *Palaeovertebrata*, 3 (3) : 63-82, 3 pl.

LAVOCAT, R., 1951. — Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. 153 p., 26 pl. Sciences et avenir, Paris.

LEDOUX, J.-C., HARTENBERGER, J.-L., MICHAUX, J., SUDRE, J., THALER, L., 1966. — Découverte d'un Mammifère dans le Crétacé supérieur à Dinosaures de Champ-Carimond près de Fons (Card). *C. R. Ac. Sci.* Paris, 262 : 1925-1928, 2 fig.

LILLEGRAVEN, J. A., 1969. — Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. *Univ. Kansas paleont. contrib.*, 50 (Vertebrata 12) : 122 p., 53 fig.

LOPEZ, N. et THALER, L., 1974. — Sur le plus ancien Lagomorphe européen et la « Crande Coupure » oligocène de Stehlin. *Palaeovertebrata*, 6 (3-4) : 243-251, 1 fig.

LOUIS, P. et SUDRE, J., 1975. — Nouvelles données sur les Primates de l'Eocène supérieur européen. *Coll. internat. C.N.R.S.*, 218 : 805-828, 5 fig., 2 pl.

MATTHEW, W. D., 1918. — A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Insectivora (continued), Chires, Edentata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 38 : 565-657, 68 fig.

MCDOWELL, S. B., 1958. — The greater antillean insectivores. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 115 (3) : 117-214, 46 fig.

MCKENNA, M. C., 1960. — Fossil Mammalian from the Early Wasatchian Four Mile Fauna, Eocene of Northwest Colorado. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 37 (1) : 1-130, 64 fig.

MCKENNA, M. C., 1968. — *Leptacodon*, an American Paleocene Nyctithere (Mammalia, Insectivora). *Am. Mus. Novitates*, 2317 : 12 p., 4 fig.

MCKENNA, M. C., 1969. — The Origin and Early Differenciation of Therian Mammals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 167 : 217-240, 4 fig.

MENU, H. et SIGÉ, B., 1971. — Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages : *C. R. Ac. Sci.* Paris, 272 : 1735-1738, 1 pl.

PALMOWSKI, J. u. WACHENDORF, H., 1966. — Eine unteroligozäne Wirbeltierfauna aus einer Spaltenfüllung in Herlingen/Blau (Württ.). *Mitt. Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, 6 : 229-245, 2 fig., 1 pl.

REPENNING, Ch. A., 1967. — Subfamilies and Genera of the Soricidae. *Geol. Survey prof. papers* 565 : 74 p., 42 fig.

REVILLIOD, P., 1922. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 3. *Mém. Soc. pal. Suisse*, 45 : 133-195, 24 fig. 1 pl.

RICHARD, M., 1946. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mém. S.C.F.*, n. s., 52 : 380 p.

ROBINSON, P., 1968 a. — *Talpavus* and *Entomolestes* (Insectivora, Adapisoricidae). *Am. Mus. Novitates*, 2339 : 7 p., 1 fig.

ROBINSON, P., 1968 b. — Nyctitheriidae (Mammalia, Insectivora) from the Bridger Formation of Wyoming. *Contrib. to Geol.*, 7 (2) : 129-138, 2 pl.

RUSSELL, D. E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. C, 13 : 325 p., 60 fig., 16 pl.

RUSSELL, D. E., 1968. — Succession en Europe des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. *In* Colloque sur l'Éocène. *Mém. B.R.G.M.*, 58 : 291-296.

RUSSELL, D. E. et SIGÉ, B., 1969. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, 3 (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl.

SABAN, R., 1954. — Phylogénie des Insectivores. *Bull. Mus.*, Paris (2), 26 (3) : 419-432.

SABAN, R., 1958. — Insectivora p. 822-909, 38 fig. *in* Piveteau J., Traité de Paléontologie, 6 (2).

Source : MNHN, Paris

SIGÉ, B., 1974. — *Pseudorhyncocyon cayluxi* FILHOL, 1892, insectivore géant des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 6 (1-2) : 33-46, 2 fig., 1 pl.

SIGÉ, B., 1975. — Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Apatemyidés et Leptictidés. *Coll. internat. C.N.R.S.*, 218 : 653-673, 9 fig., 2 pl.

SIMONS, E. L. and PILBEAM, D. R., 1972. — Hominoid Paleoprimatology, p. 36-64, 2 pl. *in* The Functional and evolutionary Biology of Primates. Tuttle, Atherton.

SIMPSON, G. G., 1928. — A new mammalian fauna from the Fort Union of southern Montana. *Am. Mus. Novitates*, 297 : 1-15, 14 fig.

SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85 : 350 p.

SLOAN, E. E. and VAN VALEN, L., 1965. — Cretaceous Mammals from Montana. *Science*, 148 (3667) : 220-227, 7 fig.

STEHLIN, H. G., 1940. — Zur Stammesgeschichte der Soriciden. *Eclog. Geol. Helvet.*, 33 : 298-306, 5 fig.

SUDRE, J., 1969. — Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata* 2 (3) : 95-156, 21 fig.

SUDRE, J., 1974. — L'endémisme des faunes de mammifères du Sud de l'Angleterre à l'Éocène supérieur. *2e Réun. ann. Sci. Terre*, p. 362.

SZALAY, F. S., 1969 a. — Mixodectidae, Microsyopidae, and the insectivore-primate transition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 140 : 193-330, 28 fig., pl. 17-57.

SZALAY, F. S., 1969 b. — Origin and Evolution of Function of the mesonychid condylarth feeding mechanism. *Evol.*, 23 (4) : 703-720, 7 fig.

SZALAY, F. S. and DECKER, R. L., 1974. — Origins, Evolution, and Function of the Tarsus in Late Cretaceous Eutheria and Paleocene Primates, 8 : 223-259, 14 fig. *in* Primate Locomotion, Acad. Press.

THENIUS, E., 1969. — Handbuch der Zoologie. 722 p., 715 fig. de Gruyter, Berlin.

THEVENIN, A., 1903. — Étude géologique de la bordure sud-ouest du Massif Central. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, 95 (14) : 202 p., 51 fig.

TOBIEN, H., 1971. — Mikromammalier aus dem alttertiären Melanienton von Nordhessen. T. 1 : Marsupialia, Insectivora, Primates. *Notizbl. hess. L.-Amt. Bodenforsch.*, 99 : 9-29, 1 fig., 3 pl.

TOBIEN, H., 1972. — Mikromammalier aus dem alttertiären Melanienton von Nordhessen. T. 2 : Rodentia, Biostratigraphie, Biostratonomie. *Notizbl. hess. L.-Amt. Bodenforsch* 100 : 7-40, 7 fig., 3 pl.

VAN VALEN, L., 1966. — Deltatheridia, a new order of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 132 (1) : 3-126, 17 fig.

VAN VALEN, L., 1967. — New Paleocene Insectivores and Insectivore classification. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 135 (5) : 219-284, 7 fig., 2 pl.

VIRET J., 1929. — Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Ann. Univ. Lyon*, n. s. 1 (47) : 328 p., 31 fig., 31 pl.

VIRET, J., 1946. — Sur un nouvel exemplaire de *Plesiosorex soricinoides* BLAINV. des argiles stampiennes de Marseille-Saint-André. *Eclog. Geol. Helvet*, 39 (2) : 314-317, 2 fig.

WEST, R. M., 1974. — New North American Middle Eocene Nyctithere (Mammalia, Insectivora). *Jour. Paleont.*, 48 (5) : 983-987, 1 pl.

WILSON, R. W., 1960. — Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. *Univ. Kans. Paleont. Contrib.*, 7 : 1-92, 131 fig.

WOOD, S., 1846-1847. — On the Discovery of an Alligator and of several new Mammalia in the Hordwell Cliff; with Observations upon the Geological Phenomena of that Locality. *London geol. Jour.*, 1 : 1-17, 117-122, pl. 2.

Source : MNHN, Paris

ANNEXE

Catalogue et mensurations
(Tableaux 3-36)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3 (1).

Fragments de rangées dentaires inférieures de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements (sigles : cf. Introduction p. 5).

		P_4-M_1	P_4-M_2	P_4-M_3	M_1-M_2	M_1-M_3	M_2-M_3
CEL.01	dr., alv. P_2 ; P_3-M_3 en place	2.23	3.38	4.41	2.37	3.40	2.30
ECA.17	g., M_2-M_3 e. p.						2.22
MPR.60	g., alv. I_1-P_3 ; P_4-M_3 e. p.	2.20	3.25	4.30	2.27	3.34	2.27
MPR.62	g., alv. P_2-P_3 ; P_4-M_1 e. p.	2.20					
MPR.64	g., M_1-M_3 e. p.				2.28	3.29	2.20
MPR.65	g., M_2-M_3 e. p.						2.15
MPR.68	g., M_1-M_2 e. p.				2.39		
MPR.78	dr., alv. I_2-P_2 ; P_3-P_4 e. p.						
PRA.501	dr., M_2-M_3 e. p.						2.27
PRA.503	dr., alv. P_2-P_3 ; P_4-M_3 e. p.	2.22	3.27	4.27	2.23	3.28	2.12
PRA.512	g., alv. P_2-P_3 ; P_4-M_3 e. p.	2.42	3.52	4.55	2.47	3.50	2.32
PRR.37	dr., alv. P_2-P_3 ; P_4-M_3 e. p.			4.44	2.32	3.38	2.25
PRR.38	g., P_4-M_3 (usées) e. p.			3.87	2.16	3.04	2.07
PRR.46	dr., M_1-M_3 e. p.				2.15	3.05	2.00
PRR.50	g., racines de M_3 ; M_1-M_2 e. p.				2.26		
PRR.60	g., r. de P_4-M_1 ; M_2-M_3 e. p.						2.15
QU.8700	g., alv. I_2-P_2 ; P_3-M_3 e. p.	2.35	3.45	4.48	2.40	3.49	2.30
SND.2	dr., M_2-M_3 e. p.						2.16
SNB.1	g., M_1-M_3 e. p.				(2.40)	3.59	2.46

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3 (2).

Fragments de rangées dentaires inférieures de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

BAB.1403	g., alv. I_1-I_2, C-P_1 ; I_3-P_2-P_3 e. p.	P_2-P_3 : 1.38
BFL.1014	dr., alv. C-M_3, M_1 ; P_4 e. p.	
CEL.01	cf. Tab. 2 (1)	H. br. horiz. ss. $M_{1/2}$: 1.32 ; P_3-M_3 : (5.06)
MPR.60	cf. Tab. 2 (1)	L. totale dentaire : 12.70 ; L. br. mont. : 3.60 ; H br. mont. : 5.12 ; H. br. horiz. ss. $M_{1/2}$: 1.60
MPR.66	g., alv. I_3-P_4 ; fgt. M_2 ; M_1 e. p.	
MPR.75	dr., alv. I_1-P_4	
MPR.79	dr., alv. I_1-P_3 ; P_4 e. p.	
PRA.504	g., alv. C-P_3, M_1 M_2 ; P_4 e. p.	
PRA.511	dr., alv. M_1-M_3 ; M_2 e. p.	
PRA.512	cf. Tab. 2 (1)	H br. mont. : 4.66 ; H br. horiz. : 1.68
PRR.19	dr., alv. I_1-I_3 ; C-P_4 e. p.	C-P_4 : 4.06 ; P_1-P_4 : 3.22 ; P_2-P_3 : 1.45 ; P_2-P_4 : 2.49
PRR.45	dr., alv. M_3	L br. mont. : 3.56 ; H br. mont. : 4.63
PRR.54	g., alv. C-P_3 ; P_4 e. p.	
PRR.55	g., alv. P_2-P_3, M_1 ; P_4 e. p.	
QUI.8700	cf. Tab. 2 (1)	H br. horiz. : 1.65 ; P_3-M_3 : 5.08
ROS.2.2	g., alv. P_1-P_3, M_1 ; P_4 e. p.	
SDD.36	g., alv. P_2-P_3, M_1-M_3 ; P_4 e. p.	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4.

Fragments de rangées dentaires supérieures de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

		P^3-P^4	P^3-M^3	P^4-M^1	P^4-M^2	P^4-M^3	M^1-M^2	M^1-M^3	M^2-M^3
ABL.2.510	g.. M^2-M^3 e. p.								1.82
ICA 8	dr.. P^3-M^3 e. p.	1.81	4.65	2.47	3.50	4.13	2.32	2.95	1.84
MPR.16	g.. P^4-M^1 e. p.			2.21					
MPR.20	g.. P^4-M^3 e. p.			2.37	3.41	4.07	2.22	2.88	1.76
PRA.502	g.. alv. P^2-P^3 : P^4-M^1 e. p.			2.50					
ROS.1.8	g.. M^1-M^3 e. p.						2.36	3.02	1.87
ROS.4.49	g.. M^1-M^3 e. p.						2.28	2.95	1.79
SND.1	g.. alv. P^4-M^1 : M^2 e. p.								

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5.

Dents antémolaires inférieures de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements (*N. B.* : L'astérisque indique que la dent est en place sur un spécimen mentionné au titre de rangée dentaire).

	I_3	
BAB.1403*	g.	0.65 x 0.31
	C inf.	
PRR.19*	dr.	0.85 x 0.40
	P_1	
PRR.19*	dr.	0.78 x 0.45
	I_3 ou C inf ou P_1	
MPR.163	g.	0.97 x 0.40
	P_2	
BAB.1403*	g.	0.72 x 0.37
PRR.19*	dr.	0.73 x 0.44
	P_3	
BAB.1403*	g.	0.65 x 0.34
CEL.01*	dr.	(0.68)x(0.55)
MPR.78*	dr.	0.71 x 0.42
MPR.161	dr.	0.75 x 0.43
PRR.19*	dr.	0.70 x 0.48
QU.8700*	g.	0.66 x 0.44

	P_4	
ABL.2.513	g.	1.09 x 0.70
BFI.1014*	dr.	(1.14)x 0.89
CEL.01*	dr.	1.07 x ----
MPR.60*	g.	1.10 x 0.66
MPR.62*	g.	1.08 x 0.74
MPR.76	g.	1.16 x 0.91
MPR.78*	dr.	0.97 x 0.71
MPR.79*	dr.	1.11 x 0.81
PRA.503*	dr.	1.11 x 0.80
PRA.504*	g.	(1.02)x 0.71
PRA.512*	g.	1.20 x 0.85
PRR.19*	dr.	1.12 x 0.79
PRR.37*	dr.	1.11 x 0.79
PRR.38*	g.	0.90 x 0.59
PRR.54*	g.	---- x ----
PRR.55*	g.	1.14 x 0.78
QU.8700*	g.	1.13 x 0.82
ROS.2.2	g.	1.24 x 0.84
SDD.36*	g.	1.11 x 0.70
SDD.39	g.	1.14 x 0.66

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6.

M_1 et M_2 de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

	M_1			M_2	
CEL.01*	dr.	1.22 x(1.02)	CEL.01*	dr.	1.27 x —.—
MPR.60*	g.	1.25 x 1.05	ECA 17*	g	1.19 x —.—
MPR.62*	g.	1.28 x 0.90	GOU.33*	dr	1.00 x 1.10
MPR.64*	g.	1.28 x —.—	MPR.55*	dr.	1.14 x 1.10
MPR.66*	g.	1.14 x(0.99)	MPR.60*	g.	1.22 x 1.09
MPR.68*	g.	1.29 x(1.08)	MPR.64*	g.	1.16 x 1.00
PRA.503*	dr.	1.17 x 1.04	MPR 65*	g.	1.26 x 0.95
PRA.512*	g.	1.34 x 1.06	MPR.68*	g.	1.21 x(1.08)
PRR.35*	dr	1.13 x 1.11	MPR.176*	dr	1.03 x(0.81)
PRR.37*	dr.	1.29 x 1.04	PRA.501*	dr.	1.17 x 1.02
PRR.38*	g.	1.18 x 0.83	PRA.503*	dr.	1.12 x 1.05
PRR.46*	dr.	1.15 x 0.97	PRA.511*	dr.	1.15 x 0.96
PRR.50*	g.	1.23 x(0.91)	PRA.512*	g	1.27 x 1.07
QU.8700*	g.	1.34 x 0.96	PRR.37*	dr.	1.23 x 1.08
SNB.1*	g.	1.39 x 0.87	PRR.38*	g.	1.20 x 0.96
			PRR.46*	dr.	1.11 x 1.03
			PRR 50*	g	1.17 x(0.94)
			PRR 60*	g.	1.22 x 0.98
			QU 8700*	g.	1.20 x 1.03
			SNB.1*	g	(1.29)x(0.93)
			SND.2*	dr	1.18 x 1.02

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 7.

M_1 ou $_2$ de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

M_1 ou $_2$					
BFL1015	dr.	1.13 x ----	MPR 61	dr.	1.19 x 1.11
ECA.23	g.	1.20 x 0.89	MPR 63	g.	1.23 x 1.06
GOU.35	dr.	(1.15)x 1.19	MPR 67	g	1.22 x ----
MPR.46	g	1.07 x 0.89	MPR 69	dr.	1.13 x 1.17
MPR.47	dr	1.15 x 1.13	MPR.70	g.	1.32 x 1.06
MPR 48	g	1.27 x 1.22	MPR 71	g.	1.23 x 1.07
MPR 49	dr.	1.24 x 1.14	MPR.72	g	1.19 x 1.29
MPR.50	dr	1.22 x 1.25	MPR 77	dr.	1.04 x ----
MPR.51	dr	1.17 x 1.11	PRR 11	g	1.17 x 1.01
MPR.52	dr.	1.09 x 1.01	PRR 56	dr	1.10 x 0.92
MPR.53	dr	1.11 x 1.07	ROS.4.50	g	1.23 x 1.05
MPR 54	dr.	0.98 x 0.95	SDD.784	g.	1.21 x 1.04
MPR 56	dr.	1.13 x 1.17	SDD 1420	dr.	1.18 x 1.23
MPR 57	dr.	1.17 x 1.10	SDD 1421	g	1.25 x 0.98
MPR 58	g	1.24 x 1.22	SDD 1947	g	1.11 x(0.96)
MPR 59	g.	1.17 x 1.03			

TABLEAU 8.

M_3 de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

M_3					
CEL.01*	dr.	1.11 x ----	PRA 503*	dr.	1.06 x 0.94
COA.1.01	dr	1.04 x 0.77	PRA.506	dr	1.06 x 0.87
ECA.14	g.	1.17 x 0.84	PRA.512*	g	1.21 x 0.97
ECA.15	g.	1.21 x 0.79	PRR.37*	dr.	1.15 x 0.87
ECA 17*	g.	----- x -----	PRR 38*	g	1.06 x 0.81
MPR 60*	g.	1.20 x 0.84	PRR 46*	dr.	1.02 x 0.98
MPR.64*	g.	1.13 x 0.88	PRR.60*	g.	1.06 x 0.82
MPR.65*	g.	1.04 x 0.77	QU 8700*	g.	1.16 x 0.82
MPR 73	g.	1.15 x 0.80	SDD.42	g	(1.10)x(0.55)
MPR.74	dr.	0.94 x 0.87	SND.2*	dr	1.06 x(0.69)
MPR 184	g.	1.15 x 0.76	SNB 1*	g.	1.31 x 0.88
PRA.501*	dr.	1.08 x -----			

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 9.

Dents supérieures (M^1 et ^{2} exceptées) de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

	P^3			P^4	
ECA.8*	dr.	0.80 x 0.77	MPR.43	g.	1.05 x 1.41
	P^4		MPR.44	dr.	1.48 x 1.66
ECA.8*	dr.	1.29 x 1.63	MPR.45	dr.	----- x -----
ECA.16	g.	1.20 x 1.47	MPR.117	g.	1.22 x 1.47
MPR.16*	g.	1.16 x 1.53	MPR.180	g.	1.29 x 1.56
MPR.20*	g.	1.24 x 1.43	MPR.181	dr.	----- x 1.58
MPR.38	g.	1.17 x 1.56	MPR.186	dr.	1.29 x 1.65
MPR.39	g.	1.19 x 1.34	PRA.502*	g.	1.35 x 1.68
MPR.40	dr.	1.27 x 1.54	PRA.505	dr.	1.39 x 1.64
MPR.41	g.	1.19 x 1.41	SDD.1419	dr	1.18 x 1.52
MPR.42	dr.	1.18 x 1.54			
		M^3			
ABL.2.510	g.	0.74 x 1.43	MPR.36	g.	0.78 x -----
BAB.1404	dr.	0.80 x 1.43	MPR.37	g	(0.68)x(1.45)
ECA.8*	dr.	0.74 x 1.52	ROS.1.8*	g.	0.77 x 1.57
MPR.20*	g.	0.73 x 1.49	ROS.4.49	g	0.71 x 1.49

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10.

M^1 et M^2 de *Saturninia gracilis* STEHLIN, de différents gisements.

	M^1	
ECA.8*	dr.	1.29 x 1.60
MPR.16*	g.	1.04 x 1.47
MPR.20*	g.	1.10 x 1.54
PRA.502*	g.	1.28 x 1.67
ROS.1.8*	g.	1.20 x 1.67
ROS.4.49*	g.	1.27 x 1.60
	M^2	
ABL2.510	g.	1.13 x 1.54
ECA.8*	dr.	1.21 x 1.70
MPR.20*	g.	1.10 x 1.54
ROS.1.8*	g.	1.20 x 1.67
ROS.4.49*	g.	1.17 x 1.69
SND.1*	g.	1.14 x 1.75
	M^1 ou ^{2}	
BAB.1402	g.	1.29 x 1.68
BAB.1405	dr.	1.25 x 1.59
ECA.5	g.	1.23 x 1.52
GOU.37	dr.	1.16 x 1.47
MPR.17	dr.	(1.09)x 1.56
MPR.18	dr.	1.15 x 1.59
MPR.19	g.	1.24 x 1.69
MPR.21	dr.	1.05 x 1.54
	M^1 ou ^{2} (suite)	
MPR.22	dr.	1.10 x 1.44
MPR.23	g.	1.19 x 1.60
MPR.24	dr.	1.24 x 1.66
MPR.25	dr.	1.16 x 1.54
MPR.26	dr.	1.11 x 1.40
MPR.27	dr.	1.15 x 1.63
MPR.28	g.	1.09 x 1.48
MPR.29	dr.	1.17 x 1.56
MPR.30	dr.	1.13 x 1.54
MPR.31	g.	1.22 x 1.57
MPR.32	dr.	1.16 x 1.53
MPR.33	dr.	1.09 x 1.65
MPR.34	g.	0.97 x 1.39
MPR.35	g.	----- x 1.56
MPR.183	dr.	1.16 x 1.45
PRR.24	dr.	1.17 x 1.51
PRR.33	g.	1.25 x 1.62
PRR.48	g.	----- x ----
PRR.52	g.	1.10 x 1.50
PRR.61	dr.	1.18 x 1.55
SDD.33	dr.	1.25 x 1.62
SDD.34	dr.	1.16 x 1.55

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne, et écart-type des longueur et largeur des dents jugales de *Saturninia gracilis* STEHLIN de différents gisements.

		L				l			
		n	LV	M ± SM	s	n	LV	M ± SM	s
P_4	Malpérié	5	0.97 - 1.16	1.08 ± 0.031	0.0702	5	0.66 - 0.91	0.76 ± 0.043	0.0971
	Perrière	4	0.90 - 1.14	1.06 ± 0.056	0.1124	4	0.59 - 0.79	0.73 ± 0.049	0.0984
	Pradigues	3	1.02 - 1.20	1.11 ± 0.052	0.0900	3	0.71 - 0.85	0.78 ± 0.041	0.0709
	Sindou D	2	1.11 - 1.14			2	0.66 - 0.70		
M_1	Malpérié	5	1.14 - 1.39	1.24 ± 0.027	0.0622	4	0.90 - 1.08	1.00 ± 0.039	0.0794
	Perrière	5	1.13 - 1.29	1.19 ± 0.028	0.0647	5	0.83 - 1.11	0.97 ± 0.048	0.1092
	Pradigues	2	1.17 - 1.34			2	1.04 - 1.06		
M_2	Malpérié	6	1.03 - 1.26	1.17 ± 0.033	0.0810	6	0.81 - 1.10	1.00 ± 0.045	0.1122
	Perrière	5	1.11 - 1.23	1.18 ± 0.021	0.0483	5	0.94 - 1.08	0.99 ± 0.025	0.0567
	Pradigues	4	1.12 - 1.27	1.17 ± 0.032	0.0650	4	0.96 - 1.07	1.02 ± 0.024	0.0480
M_1 et $_2$	Malpérié	32	0.98 - 1.32	1.18 ± 0.014	0.0815	29	0.81 - 1.29	1.07 ± 0.020	0.1093
	Perrière	12	1.10 - 1.29	1.18 ± 0.016	0.0556	12	0.83 - 1.11	0.98 ± 0.022	0.0780
	Pradigues	6	1.12 - 1.34	1.20 ± 0.034	0.0838	6	0.96 - 1.07	1.03 ± 0.016	0.0398
	Sindou D	5	1.11 - 1.25	1.18 ± 0.022	0.0513	5	0.96 - 1.23	1.04 ± 0.048	0.1076
M_3	Escamps	2	1.17 - 1.21			2	0.79 - 0.84		
	Malpérié	6	0.94 - 1.20	1.10 ± 0.038	0.0950	6	0.77 - 0.88	0.82 ± 0.020	0.0510
	Perrière	4	1.02 - 1.15	1.07 ± 0.027	0.0550	4	0.81 - 0.98	0.87 ± 0.038	0.0779
	Pradigues	4	1.06 - 1.21	1.10 ± 0.036	0.0723	3	0.87 - 0.97	0.92 ± 0.029	0.0513
	Sindou D	2	1.06 - 1.10			2	0.55 - 0.69		
P^4	Malpérié	12	1.05 - 1.48	1.22 ± 0.029	0.1036	11	1.34 - 1.66	1.52 ± 0.030	0.0994
	Pradigues	2	1.35 - 1.39			2	1.64 - 1.68		
M^1 et ^{2}	Baby	2	1.25 - 1.29			2	1.59 - 1.68		
	Escamps	3	1.21 - 1.29	1.24 ± 0.024	0.0416	3	1.52 - 1.70	1.60 ± 0.052	0.0902
	Malpérié	20	0.97 - 1.24	1.13 ± 0.015	0.0681	21	1.39 - 1.69	1.54 ± 0.017	0.0818
	Perrière	4	1.10 - 1.25	1.17 ± 0.030	0.0614	4	1.50 - 1.62	1.54 ± 0.027	0.0545
	Sindou D	3	1.14 - 1.25	1.18 ± 0.033	0.0586	3	1.55 - 1.75	1.64 ± 0.058	0.1015
M^3	Malpérié	3	0.68 - 0.78	0.73 ± 0.028	0.0500	2	1.45 - 1.49		

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12.

Fragments de rangées dentaires inférieures et supérieures de *Saturninia mamertensis* n. sp., de Robiac, Le Bretou et La Livinière 2.

RBN.6012	dr., frt P_2 ; P_3 e. p.	
RBN.6016	g., fgt M_3.	
RBN.6027	g., fgts. M_2-M_3	
RBN.6033	dr., alv. P_1-P_3, M_2 ; P_4-M_1 e. p.	P_4-M_1 : 2.00
RBN.6038	g., fgt M_2 , M_3 e. p.	
RBN.6040	g., fgt. M_1 ; M_2-M_3 e. p	M_2-M_3 : 2.03
RBN.6043	dr., fgt P_3 ; C-P_2 e. p	C-P_2 : 1.78 ; P_1-P_2 : 1.08
RBN.6044	dr., P_4 e. p.	
RBS.114	dr., fgt. M_3	
RBS.126	g., P_4-M_1 e. p.	P_4-M : 1.99
BRE1.633	dr., fgts. M_2-M_3	
LIV.14	g., alv 1-P_3.	
RBN.6053	g., M^1-M^2 e. p.	M^1-M^2 : 1.84

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 13.

Dents inférieures et supérieures de *Saturninia mamertensis* n. sp., de Robiac et La Livinière 2.

	C inf.	
RBN.6043*	dr.	0.77 x 0.31
	P_1	
RBN.6043*	dr.	0.58 x 0.26
	P_2	
RBN.6043*	dr.	0.53 x 0.25
	P_3	
RBN.6012*	dr	0.60 x 0.24
	P_4	
RBN.6033*	dr.	0.98 x 0.61
RBN.6044*	dr	1.04 x(0.67)
RBS.126*	g.	0.97 x 0.56
	M_1	
RBN.6033*	dr.	1.09 x(0.75)
RBS.126*	g.	1.14 x 0.78
	M_2	
RBN.6040*	g.	1.21 x 0.77
	M_1 ou $_2$	
UM.3006	dr.	(0.94)x(0.83)
RBN.6013	g.	----- x -----
RBN.6020	dr.	(0.99)x(0.85)
RBN.6025	dr.	0.99 x 0.88
RBN.6031	g.	1.05 x(0.87)
RBN.6048	dr.	1.02 x(1.01)
RBS.115	dr.	1.06 x 1.14
	M_3	
RBN.6038*	g.	0.98 x(0.73)
RBN.6040*	g	1.05 x 0.69

	P^4	
RBN.6069	g.	----- x(1.46)
LIV.11	g.	----- x 1.30
	M^1	
RBN.6053*	g.	0.95 x(1.42)
	M^2	
RBN.6053*	g.	0.90 x 1.50
	M^1 ou ^{2}	
RBN.6055	g.	1.00 x 1.45
RBN.6070	dr.	1.15 x 1.55
RBN.6073	g.	1.16 x 1.63
RBS.119	dr.	1.16 x 1.57
	M^3	
RBN.6059	dr.	0.60 x 1.22
RBN.6063	dr.	(0.54)x -----

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type des longueur et largeur de P_4, M_1 et $_2$, M^1 et ^{2} de *Saturninia mamertensis* n. sp. de Robiac.

		n	LV	M ± SM	s
P_4	L	3	0.97-1.04	0.99 ± 0.021	0.0379
	l	3	0.56 - 0.67	0.61 ± 0.031	0.0551
M_1 et $_2$	L	9	0.94 - 1.21	1.05 ± 0.027	0.0832
	l	9	0.75 - 1.14	0.87 ± 0.042	0.1259
M^1 et ^{2}	L	6	0.90 - 1.16	1.05 ± 0.048	0.1176
	l	6	1.42 - 1.57	1.52 ± 0.032	0.0785

TABLEAU 15.

Fragments de rangées dentaires inférieures de *Saturninia grisollensis* n. sp., de Grisolles et Robiac.

			P_4 - M_3	M_2 - M_3
GRI.117	dr., fgt. M_2 ; P_2-P_4, M_3 e. p.	H br. horiz. ss. P_4 : 1.88 P_2-P_3 : 1.67 ; P_2-P_4 : 2.80	(4.40)	
GRI.234	g., alv. M_3 ; M_2 e. p.			
GRI.235	g., alv. M_3 ; fgt. M_1 ; M_2 e. p.			
GRI.373	g., alv. P_2-P_3 ; P_1, P_4-M_3 e. p.	P_4-M_1 : 2.43 ; P_4-M_2 : 3.54 ; M_1-M_2 : 2.45 ; M_1-M_3 : 3.50	4.59	2.33
GRI.452	g., alv. M_1 ; P_2-P_4 e. p.	P_2-P_3 : 1.63 ; P_2-P_4 : 2.66 ; P_3-P_4 : 1.82		
GRI.619	g., M_2-M_3 e. p.			2.33
GRI.632	dr., alv. I_1, I_3-P_4 ; I_2 e. p.			
GRI.641	dr., alv. M_1 ; M_2-M_3 e. p.			2.18
GRI.661	g., alv. M_1 ; M_2-M_3 e. p.			(2.37)
GRI.664	g., M_2-M_3			-----
GRI.675	dr., alv. P_1-P_3, M_1 ; P_4 e. p.			
GRI.689	g., alv. I_3-P_1, P_3 ; P_2 e. p.			
RBN.6037	g., M_1-M_3 e. p.	M_1-M_2 : 2.45 ; M_1-M_3 : 3.43		2.40
RBN.6045	dr., fgt. M_2 ; M_3 e. p.			

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16.

Dents inférieures de *Saturninia grisollensis* n. sp., de Grisolles et Robiac.

	I_2	
GRI.632*	dr	0.97 x 0.43
	P_2	
GRI.117*	dr	0.81 x 0.50
GRI.452*	g.	0.83 x 0.39
GRI.689*	g.	0.88 x 0.40
	P_3	
GRI.117*	dr	0.82 x 0.54
GRI.452*	g.	0.79 x 0.41
	P_4	
GRI.117*	dr	1.15 x 0.94
GRI.135	dr	1.14 x 1.02
GRI.233	dr.	1.06 x .....
GRI.373*	g	1.18 x 0.78
GRI.452*	g	1.13 x 0.80
GRI.624	dr	1.05 x(0.87)
GRI.670	g	1.08 x 0.93
GRI.671	g	1.12 x 0.92
GRI.673	dr	1.09 x 0.92
	M_1	
GRI.373*	g.	1.34 x 0.98
	M_2	
GRI.234*	g.	1.28 x 1.11
GRI.373*	g	1.28 x 0.94
GRI.619*	g	1.23 x .....
GRI.641*	dr.	1.13 x 1.10
GRI.661*	g.	1.32 x .....
GRI.664*	g	1.26 x 1.00
RBN.6037*	g.	1.28 x(0.84)

	M_1 ou $_2$	
GRI.102	dr.	1.16 x 1.27
GRI.119	g.	..... x .....
GRI.128	g.	1.15 x 1.17
GRI.131	dr.	1.24 x 1.27
GRI.213	dr.	1.20 x 1.15
GRI.235	g.	1.18 x .....
GRI.263	dr.	1.14 x 1.16
GRI.264	g	1.26 x 1.27
GRI.299	dr.	1.16 x 1.18
GRI.317	g.	1.17 x 1.10
GRI.327	dr.	1.10 x 1.11
GRI.348	dr.	1.20 x .....
GRI.458	dr.	1.16 x 1.24
GRI.459	g.	1.25 x .....
GRI.600	g.	1.24 x(1.05)
GRI.623	g.	1.31 x 1.30
GRI.625	g.	1.36 x 1.10
GRI.631	dr	1.24 x 1.26
GRI.657	g.	1.19 x 1.15
GRI.662	dr.	1.20 x(1.19)
GRI.668	g.	1.23 x 1.08
GRI.669	dr	(1.14)x(1.15)
GRI.678	g	1.15 x(0.92)
GRI.681	dr	1.22 x 1.20
GRI.694	dr	(1.24)x 1.26
	M_3	
GRI.117*	dr	1.23 x 1.04
GRI.158	g.	1.14 x(0.96)
GRI.215	g	1.13 x 1.01
GRI.349	dr	1.01 x 0.98
GRI.373*	g.	1.19 x 0.94
GRI.601	dr.	1.07 x(0.88)
GRI.619*	g.	1.17 x 0.93
GRI.641*	dr	1.12 x 0.95
GRI.656	dr	1.12 x 1.04
GRI.660	dr.	1.06 x(0.90)
GRI.661*	g	1.10 x 0.96
GRI.664	g	1.06 x 0.93
GRI.699	dr	1.15 x 0.89
RBN.6037*	g	1.17 x(0.82)
RBN.6045*	dr	1.16 x 0.89

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 17.

Dents supérieures de *Saturninia grisollensis* n. sp., de Grisolles (*N. B.* : P^4, M^1 et M^2 GRI 456, recueillies dans le même tamis, appartiennent vraisemblablement à une même rangée).

	P^4	
GRI.231	g.	----- x -----
GRI.259	g.	(1.13)x(1.28)
GRI.456	g.	1.32 x 1.44
GRI.428	g.	1.42 x 1.74
GRI.665	dr.	1.34 x 1.40
GRI.687	g.	1.53 x -----
GRI.691	dr.	1.39 x -----
GRI.701	dr.	1.46 x -----
	M^1	
GRI.456	g.	----- x(1.53)
	M^2	
GRI.456	g.	1.13 x 1.59
	M^3	
GRI.240	g.	(0.92)x(1.48)

	M^1 ou ^{2}	
GRI.39	g.	----- x -----
GRI.67	dr	----- x -----
GRI.75	g.	1.20 x(1.51)
GRI.92	dr.	1.10 x 1.51
GRI.100	dr.	1.02 x 1.56
GRI.162	g.	1.04 x 1.47
GRI.232	g.	----- x -----
GRI.256	dr.	----- x -----
GRI.300	g.	1.26 x 1.63
GRI.329	g.	(0.94)x(1.35)
GRI.371	dr.	1.25 x(1.58)
GRI.460	dr.	1.22 x -----
GRI.627	dr.	1.27 x 1.65
GRI.642	dr.	(1.19)x 1.64
GRI.645	g.	1.41 x 1.72
GRI.649	dr.	1.26 x 1.73
GRI.663	g.	----- x 1.53
GRI.667	g.	1.24 x 1.63
GRI.677	dr.	1.28 x -----
GRI.679	g.	1.28 x 1.66
GRI.680	dr.	(1.26)x 1.73
GRI.683	dr.	----- x -----
GRI.684	g.	1.27 x 1.62
GRI.685	g.	1.26 x 1.53
GRI.686	dr.	----- x 1.51
GRI.688	dr.	1.27 x 1.59
GRI.690	g.	----- x 1.56
GRI.693	g.	----- x -----
GRI.695	dr.	----- x(1.41)
GRI.696	g.	----- x -----

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type des longueur et largeur des dents jugales de *Saturninia grisollensis* n. sp. de Crisolles.

		n	LV	M ± SM	s
P_4	L	9	1.05 - 1.18	1.11 ± 0.014	0.0437
	l	8	0.78 - 1.02	0.89 ± 0.027	0.0783
M_1 et $_2$	L	31	1.13 - 1.36	1.21 ± 0.011	0.0651
	l	26	0.88 - 1.30	1.13 ± 0.022	0.1128
M_3	L	13	1.01 - 1.23	1.11 ± 0.016	0.0599
	l	13	0.85 - 1.04	0.95 ± 0.015	0.0571
P^4	L	7	1.13 - 1.53	1.37 ± 0.048	0.1275
	l	4	1.28 - 1.74	1.46 ± 0.097	0.1955
M^1 et ^{2}	L	20	0.94 - 1.41	1.20 ± 0.024	0.1100
		23	1.35 - 1.73	1.53 ± 0.020	0.0960

TABLEAU 19.

Dents inférieures et supérieures attribuées à *Saturninia tobieni* n. sp., de Coânac 1 et Escamps.

	P_4	
COA1.003	g.	1.44 x 0.96
	M_1 ou $_2$	
COA1.002	dr.	1.42 x 1.07
	M^1 ou ^{2}	
ECA.18	dr.	1.34 x 1.80

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20.

Fragments de rangées dentaires inférieures et supérieures de *Saturninia hartenbergeri* n. sp., de Robiac.

RBN.6018	g., alv. M_2 ; M_3 e. p.	
RBN.6022	g., alv. C, P_3 ; P_1-P_2 e. p.	P_1-P_2 : 2.10
RBN.6029	g., M_2-M_3 e. p.	M_2-M_3 : 2.44
RBN.6034	g., alv. M_1, M_3 ; M_2 e. p	
RBN.6036	g., alv. P_2, M_1 ; P_3-P_4 e. p.	
RBN.6041	g., P_4-M_1 e. p.	P_4-M_1 : 3.05
RBN.6046	dr., fgt. M_2	
RBN.6049	g., alv. P_4 ; M_1-M_2 e. p.	M_1-M_2 : (2.81)
RBS.117	dr., alv. P_3, M_3 ; P_4-M_2 e. p.	P_4-M_1 : 2.83 ; P_4-M_2 : 4.14 ; M_1-M_2 : 2.80
RBS.118	dr., alv. M_3 ; M_1-M_2 e. p.	M_1-M_2 : 2.89
RBS.121	g., P_1-P_3 e. p.	P_1-P_2 : (1.66) ; P_1-P_3 (2.85)
RBS.124	dr., M_2 e. p.	
RBS.127	dr., alv C-P_1 ; P_3-M_1 e. p.	P_3-P_4 : (1.96)
RBS.128	dr., alv. P_1, P_3-P_4 ; P_2 e. p.	
RBS.130	dr., alv I_1-I_3, P_1 ; C, P_2-M_3 e. p.	C-P_4 (5.63) ; C-M_3 9.71 ; P_2-P_4 : (4.66) ; P_3-P_4 : 1.68 ; P_4-M_1 2.96 ; P_4-M_2 4.33 ; P_4-M_3 5.58 ; M_1-M_2 : 2.94 M_1-M_3 4.19 ; M_2-M_3 : 2.74 ; Hauteur ss. M_1 1.98
RBN.6050	dr., M^2-M^3 e. p.	
RBN.6060	g., P^3-P^4 e. p.	P^3-P^4 2.05
RBN.6062	dr., alv. M^3, M^2 e. p	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21.

Dents inférieures de *Saturninia hartenbergeri* n. sp., de Robiac et La Livinière 2.

	C inf	
RBS.130*	dr.	1.20 x 0.48
	C inf. ou P_1	
RBS.107	g.	1.15 x 0.47
	P_1	
RBN.6022*	g.	1.02 x 0.47
RBS.121*	g.	0.97 x 0.60
	P_2	
RBS.6022*	g.	1.12 x 0.51
RBS.121*	g.	0.77 x .....
RBS.128*	dr.	1.06 x 0.62
RBS.130*	dr.	1.04 x 0.50
	P_3	
RBN.6036*	g.	0.94 x 0.56
RBS.121*	g.	1.04 x 0.73
RBS.127*	dr.	0.96 x .....
RBS.130*	dr.	1.00 x 0.60
	DP_4	
RBN.6023	g	..... x 1.13
RBN.6028	g.	1.60 x 0.84
RBN.6047	dr.	1.37 x 1.17
LIV.121	dr.	1.23 x 1.10
	P_4	
RBN.6015	g.	1.54 x 1.05
RBN.6017	dr.	..... x .....
RBN.6024	g.	1.47 x(0.86)
RBN.6036*	g.	..... x(0.91)
RBN.6041*	g.	1.54 x(0.86)
RBS.117*	dr.	1.37 x 1.17
RBS.127*	dr.	..... x .....
RBS.130*	dr.	1.39 x 1.07
UM.3002	dr	1.37 x 1.24
UM.3007	dr.	1.29 x(1.10)
	M_1	
RBN.6041*	g.	1.71 x(1.11)
RBN.6049*	g.	(1.45)x 1.04
RBS.117*	dr.	1.49 x 1.31
RBS.118*	dr.	1.54 x(1.20)
RBS.127*	dr.	..... x .....
RBS.130*	dr.	1.54 x 1.26
	M_2	
RBN.6029*	g.	1.33 x(0.89)
RBN.6049*	g.	1.42 x(1.00)
RBS.117*	dr.	1.46 x(1.28)
RBS.118*	dr.	1.45 x(1.12)
RBS.130*	dr.	1.42 x 1.31
	M_1 ou $_2$	
RBN.6021	dr.	1.52 x(1.38)
RBN.6026	g.	1.45 x(1.24)
RBN.6030	dr.	1.45 x 1.22
RBN.6032	dr.	1.42 x(1.12)
RBN.6034	g.	1.43 x(1.15)
RBN.6035	g.	..... x .....
RBN.6039	dr.	(1.27)x(1.01)
RBN.6042	g.	1.44 x(1.04)
RBN.6074	g.	1.48 x 1.08
UM.3017	dr.	1.57 x(1.23)
LIV.10	g.	1.43 x(1.22)
LIV.13	g.	1.50 x 1.26
	M_3	
RBN.6009	g.	1.35 x(1.04)
RBN.6010	dr.	1.38 x(1.07)
RBN.6018*	g.	(1.39)x .....
RBN.6029*	g.	1.29 x(0.87)
RBS.104	dr.	1.20 x .....
RBS.124*	dr.	1.28 x .....
RBS.130*	dr.	1.47 x 1.15
UM.3013	g.	1.29 x(0.94)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 22.

Dents supérieures de *Saturninia hartenbergeri* n. sp., de Robiac et La Livinière 2.

	DP^3	
RBN.6019	g.	1.05 x 0.80
	P^3	
RBN.6054	g	1.10 x 0.98
RBN.6060*	g.	1.07 x 1.23
UM.3016	dr	..... x .....
	P^4	
RBN.6051	g.	1.61 x .....
RBN.6052	g	..... x .....
RBN.6058	dr	1.63 x .....
RBN.6060*	g.	..... x 1.92
RBN.6064	g.	1.69 x 2.11
RBN.6065	g.	1.55 x .....
RBS.129	g	..... x(1.83)
UM.3003	g.	..... x 1.92
UM.3015	g	1.47 x 1.93
	M^2	
RBN.6050*	dr	1.27 x 1.93
RBN.6062*	dr.	1.42 x 1.91
	M^1 ou ^{2}	
RBN.6056	g.	..... x .....
RBN.6061	g.	1.35 x .....
RBN.6067	dr.	..... x .....
RBN.6068	dr.	1.44 x 1.93
RBN.6071	g.	1.30 x .....
RBS.122	g	(1.33)x 2.03
RBS.125	dr.	..... x .....
LIV.16	dr.	1.42 x 1.95
	M^3	
RBN.6050*	dr.	(0.83)x 1.89
RBN.6057	g.	..... x .....
RBN.6066	g.	0.89 x 1.65
RBS.116	dr	..... x .....
RBS.120	g.	1.12 x 1.50
LIV.17	dr.	0.97 x 1.72
LIV.18	g	0.96 x 1.73

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 23.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type des longueur et largeur des dents jugales de *Saturninia hartenbergeri* n. sp. de Robiac.

		n	LV	M ± SM	s
P_4	L	7	1.29 - 1.54	1.42 ± 0.035	0.0948
	l	8	0.86 - 1.24	1.03 ± 0.050	0.1428
M_1	L	5	1.45 - 1.71	1.54 ± 0.044	0.0991
	l	5	1.11 - 1.31	1.18 ± 0.049	0.1097
M_2	L	5	1.33 - 1.46	1.41 ± 0.022	0.0513
	l	5	0.89 - 1.31	1.12 ± 0.080	0.1796
M_1 et $_2$	L	19	1.27 - 1.71	1.46 ± 0.021	0.0917
	l	19	0.89 - 1.38	1.15 ± 0.029	0.1283
M_3	L	8	1.20 - 1.47	1.33 ± 0.029	0.0834
	l	5	0.87 - 1.15	1.01 ± 0.049	0.1101
P^4	L	5	1.47 - 1.69	1.59 ± 0.037	0.0837
	l	5	1.83 - 2.11	1.94 ± 0.045	0.1023
M^1 et ^{2}	L	6	1.27 - 1.44	1.35 ± 0.027	0.0668
	l	4	1.91 - 2.03	1.95 ± 0.027	0.0542
M^3	L	3	0.83 - 1.12	0.94 ± 0.088	0.1531
	l.	3	1.59 - 1.89	1.71 ± 0.091	0.1587

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 24 (1).

Fragments de rangées dentaires inférieures de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

		P_4-M_1	P_4-M_2	P_4-M_3	M_1-M_2	M_1-M_3	M_2-M_3
AQM.6	dr., alv. I_1-C. M_3 . P_1-M_2 e. p.	2.82	4.25		2.95		
BRE1.628	g., alv. P_4. M_2 . M_1-M_2 e. p.				3.23		
MMn1.3	g., alv. I_1-P_4, M_3 ; M_1-M_2 e. p.				3.34		
MMn1.4	g., alv. I_1-P_1, fgt. P_4 ; P_2-P_3, M_1-M_3 e. p.	(2.74)	(4.04)	(5.37)	2.94	4.27	2.80
MMn1.5	g., alv. I_2-P_1, fgt. P_2 ; P_3-M_3 e. p.	3.45	5.03	6.63	3.54	5.14	3.40
MPR.120	g., alv. P_2-P_3. fgt. P_4 ; M_1-M_3 e. p.				3.56	5.16	3.53
MPR.121	g., alv. P_2-P_3, M_3 ; P_4-M_2 e. p.	3.36	4.93		3.51		
MPR.126	dr., alv. P_1-P_3 ; P_4-M_1 e. p.	3.46					
PQ.136	g., alv. P_4 ; M_1-M_3 e. p.				3.46	4.96	3.25
PRR.8	dr., alv. I_1-I_2, C ; I_3, P_1-M_3 e. p.	3.29	4.83	6.40	3.33	4.90	3.23
PRR.53	dr., M_1-M_3 e. p.				3.41	(4.90)	3.21
PRR.64	g., C-M_3 e. p.	3.31	4.90	6.41	3.50	5.01	3.30
QU.8699	g., alv. I_1-P_3, M_2-M_3 ; P_4-M_1 e. p.	2.99					

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 24 (2).

Fragments de rangées dentaires inférieures et supérieures de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

AMQ.6	Hbr. h. ss. M_1 : 2.25	
E4.57	dr.. M_2-M_3 usées	
MMn1.4		P_2-P_3 : 2.28 . P_2-P_4 : 3.51 : P_2-M_3 : 7.67 : P_3-P_4 2.38 . P_3-M_3 : 6.54.
MMn1.5	Hbr. h. ss. M_1 : 2.37	P_3-P_4 2.54 . P_3-M_3 : 7.44
MPR.127	g.. alv. M_3 . M_2 c. p	
MPR.148	dr.. fgts. M_2-M_3	
MPR.182	dr . alv. P_1-P_3. M_2-M_3 : fgts P_4-M_1	
PRR 8	Hbr. h. ss. M_1 2.14	I_3-M_3 11.60 . P_1-P_4 4.81 . P_1-M_3 9.60 . P_2-M_3 8.72 . P_3-M_3 7.49
PRR.30	g.. alv. M_2 M_3 c. p	
PRR.34	g.. alv. P_2-P_3. fgt M_1 . P_4 c. p.	
PRR.36	g.. alv M_2 : M_3 c. p	
PRR.63	dr.. alv. P_2-P_3. M_1 . P_4 c. p	
PRR.64	Hbr. h. ss. M_1 : 2.43	C-P_4 6.48 . C-M_3 11.26 . P_1-P_4 5.15 P_1-M_3 9.93 P_2-M_3 . 8.83 . P_3-M_3 7.44
GOU.34	C-P^1 (ou I^2-I^3) g.	C-P^1 1.83
MPR.102	alv. P^4. M^2 - M^1 c. p	
PRR.14	P^2-M^1 dr	P^4-M^1 3.42
PRR.20	alv M^3 P^4-M^2 c. p	P^4-M^1 3.65 . P^4-M^2 5.28 . M^1-M^2 3.46

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 25.

Dents inférieures (M_1 et $_2$ exceptées) de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

	I_3	
PRR.8*	dr.	0.93 x 0.55
	C	
PRR.64*	g.	1.52 x 0.58
	P_1	
AMQ.6*	dr.	1.05 x 0.51
PRR.8*	dr.	1.02 x 0.59
PRR.64*	g.	1.13 x 0.58
	P_2	
AMQ.6*	dr.	1.10 x 0.56
MMn1.4*	g.	1.19 x 0.62
PRR.8*	dr.	1.28 x 0.65
PRR.64*	g.	1.37 x 0.66
	P_2 ou $_3$	
MPR.162	g.	1.07 x 0.47
MPR.164	dr	1.11 x 0.69
PRR.23	g.	1.47 x 0.73
	P_3	
AMQ.6*	dr.	1.07 x 0.58
MMn1.4*	g.	1.17 x 0.68
MMn1.5*	g.	1.10 x 0.72
PRR.8*	dr.	1.23 x 0.71
PRR.64*	g.	1.20 x 0.68
	DP_4	
BFI.1013	dr.	1.60 x(1.20)
MPR.150	g.	1.61 x 1.20
MPR.153	g.	1.62 x 1.21
PRR.49	g.	(1.51)x 1.27
	P_4	
AMQ.6*	dr.	1.37 x 1.12
BRE2.635	g.	1.70 x 1.13
F1.313	dr.	1.66 x(1.00)
MMn1.4*	g.	(1.21)x(0.96)
MMn1.5*	g.	1.73 x .....
MPR.121	g.	1.71 x 1.12
MPR.126	dr.	1.67 x 1.38
MPR.155	g.	1.70 x 1.32
MPR.156	g.	1.70 x 1.43
MPR.157	g.	1.56 x 1.21
MPR.158	g.	1.70 x 1.20
MPR.159	g.	1.81 x 1.54
MPR.160	dr.	1.62 x 1.57
PRR.8*	dr	1.61 x 1.22
PRR.25	g.	1.79 x 1.33
PRR.31	g.	1.65 x(1.23)
PRR.34*	g.	(1.51)x 1.06
PRR.63*	dr.	1.75 x 1.41
PRR.64*	g.	1.64 x 1.29
QU.8699*	g.	1.46 x 1.00
	M_3	
ABL2.512	dr.	1.47 x 1.36
F4.57*	dr.	1.47 x(0.96)
MMn1.4*	g.	1.39 x -----
MMn1.5*	g.	1.76 x -----
MPR.120*	g.	(1.85)x 1.36
MPR.135	g.	1.50 x 1.18
MPR.136	dr.	1.60 x 1.25
MPR.137	dr.	----- x -----
MPR.138	dr.	1.67 x 1.31
MPR.139	g.	1.52 x 1.30
MPR.140	dr.	1.50 x -----
MPR.141	g.	1.82 x 1.50
MPR.142	g.	1.63 x 1.32
MPR.144	g.	1.64 x(1.20)
MPR.145	g.	1.63 x 1.40
MPR.146	dr.	1.46 x 1.22
MPR.147	g.	1.79 x 1.41
MPR.149	dr.	1.69 x 1.38
MPR.187	dr.	1.61 x 1.44
PRA.507	dr.	1.43 x 1.11
PRR.8*	dr.	1.70 x 1.38
PRR.26	g.	1.69 x 1.45
PRR.30*	g.	1.74 x 1.30
PRR.36*	g.	1.83 x(1.22)
PRR.53*	dr.	1.61 x(1.27)
PRR.64*	g.	1.64 x 1.44
PQ.136*	g.	1.75 x -----

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 26.

M_1 et M_2 de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

	M_1	M_1
AMQ.6*	dr.	1.51 x 1.50
BRE1.628*	g.	1.66 x 1.34
MMn1.3*	g.	1.82 x 1.31
MMn1.4*	g.	1.66 x 1.34
MMn1.5*	g.	1.96 x 1.64
MPR.120*	g.	1.93 x 1.52
MPR.121*	g.	1.94 x 1.49
MPR.126*	dr.	..... x .....
PQ.136*	g.	1.88 x .....
PRR.8*	dr.	1.80 x 1.60
PRR.53*	dr.	1.72 x(1.61)
PRR.64*	g.	1.87 x 1.58
QU.8699*	g.	1.63 x 1.32

	M_2	M_2
AMQ.6*	dr.	1.53 x 1.43
BRE1.628*	g	1.72 x 1.43
I4.57*	dr.	1.54 x .....
MMn1.3*	g.	1.77 x 1.37
MMn1.4*	g.	1.48 x 1.46
MMn1.5*	g.	1.80 x 1.69
MPR.120*	g.	1.93 x 1.49
MPR.121*	g.	1.86 x 1.56
MPR.127*	g.	1.75 x 1.71
PQ.136*	g.	1.75 x .....
PRR.8*	dr.	1.65 x 1.55
PRR.53*	dr	1.72 x(1.61)
PRR.64*	g.	1.80 x 1.62

	M_1 ou $_2$	M_1 ou $_2$
ABL2.511	dr.	1.52 x 1.55
BRE1.623	g.	..... x 1.30
BRE2.629	dr.	1.44 x 1.36
BRE2.634	g.	1.53 x 1.38
MPR.122	g.	2.03 x 1.80
MPR.123	g.	1.93 x 1.70
MPR.124	g.	1.83 x 1.64
MPR.125	dr.	1.71 x 1.58
MPR.128	dr.	1.61 x 1.57
MPR.129	g.	1.77 x 1.82
MPR.130	dr.	1.64 x 1.36
MPR.131	g.	1.66 x 1.66
MPR.132	dr.	1.71 x 1.57
MPR.133	g.	1.75 x 1.64
MPR.134	dr.	1.72 x 1.53
MPR.185	dr.	1.57 x 1.60
PRR.18	dr.	1.70 x 1.69
PRR.21	g.	1.69 x 1.75
PRR.22	dr	1.45 x 1.29
PRR.27	g.	1.96 x 1.57
PRR.28	g.	1.73 x 1.51
PRR.57	dr.	1.69 x 1.62
PRR.58	dr	1.67 x(1.71)
PRR.65	g.	1.80 x 1.49

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 27.

Dents supérieures de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

	C (ou I^3)	
GOU.34*	g.	1.07 x 0.48
	P^1 (ou C)	
GOU.34*	g.	0.76 x 0.38
	P^3	
BRE2.632	dr.	1.04 x 1.19
MPR.166	g.	1.23 x 1.18
MPR.167	dr.	1.25 x 1.31
MPR.168	g.	1.01 x 1.07
MPR.169	dr.	1.31 x 1.37
MPR.170	dr.	1.09 x 1.22
MPR.171	dr.	1.15 x 1.22
	P^4	
ABL2.506	g.	1.61 x 2.03
BFL1011	dr.	1.75 x 2.01
BRE1.624	g.	1.52 x -----
BRE2.630	dr.	---- x ----
GOU.32	g.	1.75 x 2.21
MPR.85	g.	----- x 2.26
MPR.113	g.	1.62 x 1.98
MPR.114	g.	1.44 x 2.04
MPR.115	dr.	1.65 x 2.34
MPR.116	dr.	1.80 x -----
MPR.118	g.	1.85 x 2.27
MPR.119	g.	----- x 2.22
PRA.509	g.	1.51 x 1.71
PRR.14*	dr.	1.86 x 2.18
PRR.20*	g.	1.97 x 2.02
PRR.32	g.	1.84 x -----
PRR.59	dr.	1.40 x 1.86
PRR.62	g.	1.60 x 1.82
	M^3	
BRE1.621	g.	1.03 x 1.80
MPR.108	g.	1.19 x 2.03
MPR.109	dr.	1.14 x 1.92
MPR.110	g.	1.18 x 2.11
MPR.111	dr.	0.90 x 1.89
MPR.112	g.	1.11 x 2.01
PRR.10	dr.	1.14 x 1.85
	M^1	
MPR.102*	dr.	1.87 x 2.20
PRR.14*	dr.	1.39 x 2.35
PRR.20*	g.	1.83 x 2.34
	M^2	
PRR.20*	g.	1.74 x 2.34
	M^1 ou ^{2}	
ABL2.508	dr.	1.62 x 2.04
ABL2.509	g.	1.62 x 2.20
BRE1.622	dr.	1.41 x 1.98
GOU.36	g.	(1.73)x 2.56
MPR.81	dr.	1.92 x 2.32
MPR.82	g.	----- x 2.06
MPR.83	g.	1.88 x 2.44
MPR.84	dr.	1.59 x 2.06
MPR.86	g.	1.92 x 2.40
MPR.87	g.	----- x -----
MPR.88	dr.	1.57 x 2.07
MPR.89	g.	1.79 x 2.31
MPR.90	dr.	1.55 x 2.11
MPR.91	dr.	1.55 x 2.29
MPR.92	dr.	1.65 x(2.34)
MPR.93	g.	1.48 x 2.14
MPR.94	dr.	----- x 2.23
MPR.95	dr.	----- x -----
MPR.96	dr.	1.90 x 2.41
MPR.97	dr.	---- x 2.24
MPR.98	g.	1.93 x 2.51
MPR.99	g.	----- x 2.31
MPR.100	dr.	1.50 x 2.23
MPR.101	dr.	1.49 x 2.28
MPR.103	dr.	----- x 2.44
MPR.104	dr.	---- x -----
MPR.105	dr.	---- x -----
MPR.106	g.	----- x -----
MPR.107	dr.	---- x -----
MPR.179	dr.	---- x 2.37
PRR.9	g.	----- x 2.27
PRR.12	g.	----- x 2.29
PRR.13	g.	(1.66)x 2.28
PRR.43	dr.	1.67 x 2.31
PRR.44	dr.	1.83 x 2.44
PRR.51	dr.	1.76 x 2.30

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 28.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type des longueur et largeur des dents jugales de *Saturninia beata* (CROCHET), de différents gisements.

		L				l			
		n	LV	M ± SM	s	n	LV	M ± SM	s
P_4	Malpérié	8	1.56 - 1.81	1.68 ± 0.025	0.0727	8	1.12 - 1.57	1.34 ± 0.057	0.1637
	Perrière	6	1.51 - 1.79	1.65 ± 0.041	0.1005	6	1.06 - 1.41	1.25 ± 0.048	0.1189
M_1 et $_2$	Le Bretou	4	1.44 - 1.72	1.58 ± 0.063	0.1263	5	1.30 - 1.43	1.36 ± 0.021	0.0482
	Malpérié	17	1.57 - 2.03	1.78 ± 0.032	0.1338	17	1.36 - 1.82	1.60 ± 0.028	0.1157
	Perrière	14	1.45 - 1.87	1.73 ± 0.031	0.1176	14	1.29 - 1.75	1.58 ± 0.029	0.1113
M_3	Malpérié	14	1.46 - 1.85	1.63 ± 0.032	0.1212	13	1.18 - 1.50	1.32 ± 0.027	0.0979
	Perrière	6	1.61 - 1.83	1.70 ± 0.031	0.0778	6	1.22 - 1.45	1.34 ± 0.038	0.0944
P^3	Malpérié	6	1.01 - 1.31	1.17 ± 0.045	0.1113	6	1.07 - 1.37	1.22 ± 0.042	0.1042
P^4	Malpérié	5	1.44 - 1.85	1.67 ± 0.072	0.1621	6	1.98 - 2.34	2.18 ± 0.058	0.1422
	Perrière	5	1.40 - 1.97	1.73 ± 0.103	0.2304	4	1.82 - 2.18	1.97 ± 0.082	0.1645
M^1 et $_2$	Aubrelong 2	2	1.62 - 1.62			2	2.04 - 2.20		
	Malpéré	14	1.48 - 1.93	1.69 ± 0.049	0.1837	20	2.06 - 2.51	2.28 ± 0.030	0.1350
	Perrière	4	1.66 - 1.83	1.73 ± 0.040	0.0804	6	2.27 - 2.44	2.31 ± 0.025	0.0628
M^3	Malpérié	5	0.90 - 1.19	1.10 ± 0.053	0.1184	5	1.89 - 2.11	1.99 ± 0.039	0.0884

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 29.

Dents inférieures et supérieures de *Saturninia grandis* n. sp., de Grisolles et Robiac.

GRI.698	g.	P_3-P_4 c. p. : 2.86
	I_3 (?)	
GRI.700	dr	1.12 x 0.71
	C inf.	
GRI.171	dr.	1.21 x 0.54
	P_2 ou $_3$	
GRI.743	g.	1.39 x 0.75
	P_3	
GRI.698*	g.	1.14 x 0.80
	P_4	
GRI.698*	g.	1.94 x 1.29

	M_1 ou $_2$	
GRI.644	g.	1.87 x 1.68
GRI.674	g.	1.53 x 1.43
GRI.692	g.	1.65 x 1.18
	M_3	
GRI.636	g.	1.76 x 1.29
	M^1 ou ^{2}	
GRI.321	dr.	----- x -----
GRI.344	g.	1.67 x 2.50
GRI.646	dr.	(1.51)x 2.47
GRI.647	dr	1.76 x 2.45
GRI.675	g	----- x -----
UM.3005	dr.	1.76 x -----
	M^3	
GRI.629	dr	1.15 x 2.10

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 30.

Dents inférieures et supérieures de *Saturninia intermedia* n. sp., de Grisolles et La Livinière 2.

	DP_4			M^1 ou ^{2}	
GRI.230	g.	(1.43)x(1.22)	GRI.160	dr.	1.40 x 1.91
	P_4		LIV.9	g.	1.30 x 1.66
GRI.55	g.	1.34 x 1.12		M^3	
	M_1 ou $_2$		GRI.672	g.	0.93 x .....
GRI.630	g.	1.37 x(1.21)			
GRI.633	g.	1.33 x 1.23			
GRI.659	dr.	1.36 x 1.06			
GRI.676	dr.	1.46 x 1.29			

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 31.

Fragments de rangées dentaires et dents inférieures et supérieures de *Saturninia* sp. et *Saturninia* indet. 1, 2 et 3, de différents gisements.

(SOS) UM.1910	g., P^4	1.40 x 1.45
(SOS) UM.1916	dr., P_4	1.21 x 0.81
F4.008	g., M^1 ou ^{2}	..... x .....
F4.22	dr., M_1 ou $_2$	1.22 x .....
LAV.1	g., M_1-M_2 e. p.	(2.40)
	M_1	(1.32)x 1.02
	M_2	1.29 x 1.03
ABL2.514	g., P_4-M_1 e. p.	2.72
	P_4	1.27 x 0.21
	M_1	1.49 x 1.16
EUZ.5	g., M^1 ou ^{2}	..... x .....
EUZ.6	dr., M_1 ou $_2$	1.35 x 1.03
MPR.151	g., alv. M_3 : M_1-M_2 e. p.	2.88
	M_1	1.62 x 1.19
	M_2	1.56 x 1.29
MPR.152	dr., M_1 ou $_2$	1.35 x 1.11
MPR.154	g., alv. C-P_3, M_1 : P_4 e. p.	1.41 x 1.00
TUF.1	g., M_3	1.33 x 1.11
PRR.29	g., M_1 ou $_2$	1.45 x .....

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 32.

Rangées et fragments de rangées dentaires inférieures d'*Amphidozotherium cayluxi* FILHOL, de différents gisements.

		P_4-M_1	P_4-M_2	P_4-M_3	M_1-M_2	M_1-M_3	M_2-M_3
ECA.6	g., alv. I_3-P_3, M_1 ; P_4 e. p.						
ECA.11	dr., alv. I_1-P_2 ; P_3-M_3 e. p. ; H br. h. ss. M_1 : 2.30 ; P_3-M_3 : 6.56.	3.22	4.83	6.09	3.56	4.82	3.11
ECA.12	dr., alv. I_1-P_3 ; P_4-M_1 e. p.	2.76					
ECA.30	g., I_1-M_3 e. p. ; L totale : 20.86 ; L br. mont. : 7.33 ; H. br. m. : 6.68 ; H br. h. ss. M_1 : 2.41 ; I_1-I_3 : 3.20 ; I_1-P_4 : 7.95 ; I_1-M_3 : 12.84 ; C-P_4 : 5.02 ; C-M_3 : 9.56 ; P_1-P_4 : 3.79 ; P_1-M_3 : 8.33.	3.38	5.00	6.15	3.75	4.90	3.08
ECA.31	dr., alv. P_3 ; I_1-P_2, P_4-M_3 e. p. ; H. br. m. : (6.66) ; H. br. h. ss. M_1 : 2.42 ; I_1-I_3 : 3.54 ; I_1-P_4 : 8.01 ; I_1-M_3 : 12.69 ; C-P_4 : 4.81 ; C-M_3 : 9.49 ; P_1-P_4 : 3.68 ; P_1-M_3 : 8.36.	3.27	4.88	6.17	3.52	4.81	3.11
ECB.1	dr., alv. I_3-P_3, M_3 ; P_4-M_2 e. p. ; H. br. h. ss. M_1 : 1.86.	2.76	4.21		3.07		
ECC.145	g., alv. I_1-C ; P_1-M_3 e. p. ; H. br. m. : (6.40) ; H. br. h. ss. M_1 : 2.47 ; P_1-P_4 : 3.55 ; P_1-M_3 : 8.18.	3.26	4.94	6.16	3.17	4.89	3.18
QU.8688	dr., alv. I_1, I_3 ; fgts I_2, C ; P_1-M_3 e. p. ; H. br. h. ss. M_1 : 2.69 ; P_1-P_4 : 3.62 ; P_1-M_3 : 8.36	3.36	5.02	6.35	3.70	5.03	3.35
QU.8689	g., alv. I_3-C, P_2-P_3, M_1-M_3 ; P_1, P_4 e. p. ; H. br. h. ss. M_1 : 2.44.						

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 33.

Dents inférieures et supérieures d'*Amphidozotherium cayluxi* FILHOL, de différents gisements.

	I_1	
ECA.30*	g.	1.72 x 0.69
ECA.31*	dr.	1.61 x 0.98
	I_2	
ECA.30*	g.	1.42 x 0.63
ECA.31*	dr.	1.33 x 0.74
	I_3	
ECA.30*	g.	1.20 x 0.69
ECA.31*	dr.	1.30 x 0.71
	C	
ECA.30*	g.	1.64 x 0.72
ECA.31*	dr.	1.40 x 0.77
	P_1	
ECA.30*	g.	1.20 x 0.69
ECA.31*	dr.	1.14 x 0.70
ECC.145*	g.	1.16 x 0.65
QU.8688*	dr.	1.13 x 0.54
QU.8689*	g.	1.07 x 0.64
	P_2	
ECA.30*	g.	0.97 x 0.74
ECA.31*	dr.	0.94 x 0.76
ECC.145*	g.	0.75 x 0.57
QU.8688*	dr.	0.90 x 0.70
	P_3	
ECA.11*	dr.	0.49 x 0.47
ECA.30*	g.	0.52 x 0.60
ECC.145*	g.	0.70 x 0.63
QU.8688*	dr.	0.47 x 0.59
	P_4	
ECA.6*	g.	1.43 x 1.14
ECA.11*	dr.	1.42 x 1.19
ECA.12*	dr.	1.27 x 1.08
ECA.25	dr.	1.41 x 1.31
ECA.30*	g.	1.61 x 1.19
ECA.31*	dr	1.49 x 1.23
ECB.1*	dr	1.24 x 1.10
ECC.145*	g.	1.53 x 1.13
QU.8688*	dr.	1.61 x 1.24
QU.8689*	g.	(1.50)x 1.06

	M_1	
ECA.11*	dr.	1.95 x 1.66
ECA.12*	dr.	1.65 x 1.41
ECA.30*	g.	2.13 x 1.58
ECA.31*	dr.	1.91 x 1.60
ECB.1*	dr.	1.62 x 1.46
ECC.145*	g.	1.99 x 1.52
QU.8688*	dr.	2.04 x 1.53
	M_2	
ECA.11*	dr.	1.85 x 1.57
ECA.30*	g.	1.93 x 1.54
ECA.31*	dr.	1.82 x 1.60
ECB.1*	dr	1.57 x 1.47
ECC.145*	g.	1.95 x 1.64
QU.8688	dr.	2.02 x 1.56
	M_1 ou $_2$	
ECA.4	g.	1.81 x 1.54
ECA.22	g.	1.79 x 1.52
ECA.23	g.	1.65 x 1.50
ECA.24	g.	1.70 x 1.43
ECC.147	dr.	1.72 x 1.48
SDD.1418	g.	1.81 x 1.46
	M_3	
ECA.11*	dr.	1.47 x 1.23
ECA.30*	g.	1.52 x 1.17
ECA.31*	dr.	1.46 x 1.27
ECC.145*	g.	1.48 x 1.26
QU.8688*	dr.	1.63 x 1.25
	P^4	
ECA.28	g.	----- x 2.28
	M^1 ou ^{2}	
ECA.13	g.	1.98 x 2.38
ECA.27	dr.	----- x(2.59)
ECA.29	g.	2.13 x 2.71

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 34.

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type des longueur et largeur des dents jugales inférieures d'*Amphidozotherium cayluxi* FILHOL d'Escamps.

		n	LV	M ± SM	s
P_4	L	8	1.24 - 1.61	1.42 ± 0.043	0.1242
	l	8	1.08 - 1.31	1.17 ± 0.026	0.0751
M_1	L	6	1.62 - 2.13	1.87 ± 0.081	0.2004
	l	6	1.41 - 1.66	1.53 ± 0.038	0.0930
M_2	L	5	1.57 - 1.95	1.82 ± 0.067	0.1519
	l	5	1.47 - 1.64	1.56 ± 0.028	0.0643
M_1 et $_2$	L	16	1.57 - 2.13	1.81 ± 0.039	0.1560
	l	16	1.41 - 1.66	1.53 ± 0.018	0.0728
M_3	L	4	1.46 - 1.52	1.48 ± 0.013	0.0263
	l	4	1.17 - 1.27	1.23 ± 0.022	0.0450

TABLEAU 35.

Dents supérieures et inférieures des Amphidozothériinés indet. 1 et 2 d'Escamps et Lascours.

ECA.3	g., M_1 ou $_2$	1.37 x 1.22
ECA.9	dr., alv, P^1-P^3 ; P^4-M^1 e. p	3.00
	P^4	1.63 x 1.84
	M^1	1.51 x 1.97
ECA.26	dr., M^2	---- x 2.10
LSC.3	dr., M^1 ou ^{2}	---- x 2.16
LSC.4	g., M_1 ou $_2$	1.25 x ----
LSC.7	g., M_3	1.12 x 1.19
ECA.2	g., alv, P^2-P^3 ; P^4-M^1 e. p.	2.43
	P^4	1.23 x 1.34
	M^1	1.36 x 1.58
ECA.10	g., M^2	1.15 x 1.71

TABLEAU 36.

Dents inférieures du Nyctithériidé (?) indet. de La Livinière 2, et des Lipotyphla indet. d'Azillanet et de Sosis.

LIV.15	dr., M_1 ou $_2$	largeur du taloniде : 1.91
AZI.1	dr., M_1 ou $_2$	1.77 x 1.49
(SOS) UM.1897	dr., M_1 ou $_2$	(1.60)x ----

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 022 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1970

H

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1929).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 4 livraisons par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris